

~~2945~~
Z 1277-1

66b



Sonderforschungsbereich 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT: DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK

BERICHTSBAND 88-89-90

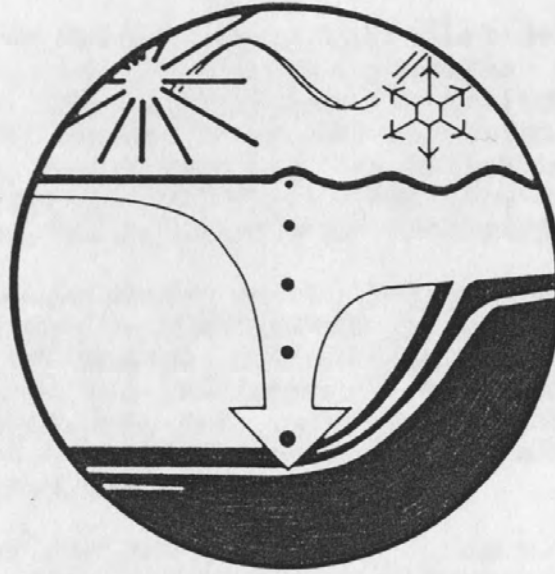
BAND 1

Christian-
Albrechts-
Universität
zu Kiel,
im Juli 1990



B 457/90

Z 945



Sonderforschungsbereich 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT: DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK

BERICHTSBAND 88-89-90

BAND 1



Christian-
Albrechts-
Universität
zu Kiel,
im Juli 1990



VORWORT UND DANKSAGUNG

Mit den vorliegenden beiden Bänden berichtet der SFB 313 über die Forschungsarbeiten und Forschungsergebnisse der Bewilligungsperiode 1988-1990. Die einleitenden Tätigkeitsberichte der Teilprojekte geben einen Überblick zu den in vielen Gruppen erarbeiteten Ergebnissen und weisen auf die Beziehung zu den übrigen Teilprojekten. Außerdem sind hier Ausblicke auf die geplanten Arbeiten zur Lösung neu aufgeworfener Fragestellungen enthalten.

Die anschließende Dokumentation der wissenschaftlichen Beiträge aus den zurückliegenden zweieinhalb Jahren soll den schnellen Zugriff auf interessierende Einzel-Aspekte ermöglichen. Neben bereits erschienenen Publikationen, von denen in der Regel die Zusammenfassung abgedruckt ist, geben zahlreiche vollständig oder auszugsweise in den Bericht aufgenommene Manuskripte Einblick in die jüngsten Arbeiten des SFB.

Informationen über das SFB-Kolloquium, die Mitwirkung von SFB-Mitgliedern an Tagungen und Gastwissenschaftler beim SFB sind am Ende des Berichts aufgeführt. Hiermit soll ein Eindruck von der Diskussion der wissenschaftlichen Arbeiten innerhalb des SFB vermittelt sowie über Kontakte zu den nationalen und internationalen Fachkollegen informiert werden.

Die aus diesen Kontakten entstandene produktive Zusammenarbeit spiegelt sich in den häufig international zusammengesetzten Autorengruppen der SFB-Publikationen wider. Interessante Erweiterungen seiner Möglichkeiten erfährt der SFB durch die Kooperation mit den großen marinen Forschungsprogrammen JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) und PONAM (Polar North Atlantic Margin) sowie den Sonderforschungsbereichen 318 in Hamburg und 261 in Bremen.

Von vier für den SFB relevanten Neuberufungen an die Universität Kiel konnten alle Kollegen für die Mitarbeit im Sonderforschungsbereich gewonnen werden. Frau Prof. Dr. P. Schäfer und die Herren Prof. Dr. E. Suess und Prof. Dr. Stattegger sowie Herr Dr. R. Keir ermöglichen dem SFB mit ihrer Beteiligung an führender Stelle, auf den Fachgebieten Palökologie, Geochemie und statistischer Modellierung neue Fragestellungen aufzugreifen.

Ich möchte im Auftrag der Mitarbeiter des Sonderforschungsbereichs allen beteiligten Personen, Institutionen und Organisationen für die gute Zusammenarbeit und Förderung unserer Arbeiten herzlich danken.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft, das Kultusministerium des Landes Schleswig-Holstein und das Rektorat der Christian-Albrechts-Universität haben die Voraussetzungen für die hervorragenden Arbeitsmöglichkeiten, insbesondere auch im neuen Gebäude des SFB geschaffen. Ihnen gilt unser besonderer Dank.

Allen Gutachtern und Berichterstatlern danken wir für das leb-
hafte Interesse an unseren Arbeiten, für die Unterstützung
unserer Vorhaben und wertvolle Hinweise zur Durchführung der
Forschungsprogramme.

Die diplomatischen Vertretungen Dänemarks und Norwegens sowie das
Norwegische Öldirektorat haben durch die vertrauensvolle Ertei-
lung von Forschungslizenzen die problemlose Planung und Durchfüh-
rung der Schiffs-Expeditionen ermöglicht.

Die Kapitäne und Besatzungen der deutschen Forschungsschiffe
Meteor, Polarstern, Poseidon und Valdivia sorgten durch ihre
Erfahrung und ihren Einsatz für optimale Voraussetzungen zu
erfolgreichen Messungen und Probenahmen im Europäischen Nordmeer.
Herzlichen Dank dafür.

Der Sonderforschungsbereich 313 dankt allen nachfolgend aufge-
führten Institutionen für ihr Interesse und die Unterstützung und
hofft auch in den folgenden Jahren auf eine erfolgreiche Zusam-
menarbeit:

Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), Bonn-Bad Godesberg
Bundesministerium für Forschung und Technologie (BMFT), Bonn
Ministerium für Bildung, Wissenschaft, Jugend und Kultur
des Landes Schleswig-Holstein, Kiel
Diplomatische Vertretungen der Staaten Dänemark, Island
und Norwegen
Institut for kontinentalsokkelundersökelse (IKU),
Trondheim, Norwegen
Norwegian Petroleum Directorate, Stavanger, Norwegen
Norsk Polarinstitut, Oslo, Norwegen
Geologisk institutt, Universität Bergen, Norwegen
Institut for geologi, Universität Oslo, Norwegen
Institut for biologi og geologi, Universität Tromsø, Norwegen
Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole,
Massachusetts, USA
Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung,
Bremerhaven
Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen
Institut für Umweltphysik der Universität Heidelberg
Geologisches Institut der Universität Hamburg
Institut für Meereskunde, Universität Hamburg

i. A. des Vorstandes des SFB 313

R. Oehmig

Dr. R. Oehmig, wiss. Sekretär

Kiel, im August 1990

Hinweis zum Urheberrecht

VORSPANN

Der Berichtsband enthält Tätigkeitsberichte und Darstellungen von Forschungsperspektiven der einzelnen Teilprojekte.

Die wissenschaftlichen Einzel-Beiträge sind anschließend als Zusammenfassungen bzw. vollständige Manuskripte dokumentiert.

Alle Arbeiten sind urheberrechtlich geschützt. Zitate, auszugsweise Veröffentlichungen und Kopien bedürfen der Zustimmung der Autoren und des SFB und im Falle von Diplom-Arbeiten zusätzlich des Betreuers.

1.1 Publikationen

Redaktion: Dr. R. Oehmig (wiss. Sekretär)

- 1.2 Schüttner, B.-V., Oehmig, R.-K. & Sul, C. (1988): The production of phytoplankton and sedimentation during summer 1985 in the south eastern Weddell Sea. Comp. Biochem. Physiol. 90B/3, 475-487. 19
- 1.3 Gerstner, J. (1988): Verteilung planktischer Substanzen in Oberflächengewässern der Friesstraße, Nordatlantik. Dipl.-Arbeit, Univ. Bremen, 42 pp. 20
- 1.4 Giese, T. (1988): Reaktionen natürlicher Phytoplanktonpopulationen auf Licht- und Nährsalzänderungen in Tankexperimenten. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 93 pp. 21
- 2.1 Hagen, E. (1988): Die Bedeutung der Lipide im arktischen Zooplankton. Ber. Polarforsch. 49, 118 pp. 23
- 2.2 Hagen, E. & Vilett, S.-B.V. (1988): Lipid biochemistry of arctic zooplankton: Overwintering strategies and trophic relationships. Antarctic Journal 123-134. 24
3. Ronjo, B., Manganini, S.J. & Weller, G. (1988): Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. Deep Sea Research 35/8, 1223-1231. 25
4. Peinert, S. (1988): Seasonality of planktonic development and sedimentation. In: Hargrave, P. & Reisharan, A.-S. (eds.) Sediment trap studies in the arctic countries 1, 65-77. 26

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

Seite

BAND 1

VORSPANN

Bericht über die Arbeiten im Zeitraum Januar 1988 bis Juli 1990	I
--	---

BERICHTE DER TEILPROJEKTE:

A1: Partikelfluß aus dem Pelagial	1
1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes A1	3
2.) Publikationen	
2.1 Bathmann, U.V. (1988): Mass occurrence of <i>Salpa fusiformis</i> in the spring of 1984 off Ireland: implications for sedimentation processes. <i>Marine Biology</i> <u>97</u> , 127-135.	18
2.2 Bodungen, B.v., Nöthig, E.-M. & Sui, Q. (1988): New production of phytoplankton and sedimentation during summer 1985 in the south eastern Weddell Sea. <i>Comp. Biochem. Physiol.</i> <u>90B/3</u> , 475-487.	19
2.3 Carstens, J. (1988): Verteilung planktischer Foraminiferen in Oberflächenwässern der Framstraße, Nordatlantik. Dipl.-Arbeit, Univ. Bremen, 47 pp.	20
2.4 Gloe, T. (1988): Reaktionen natürlicher Phytoplanktonpopulationen auf Licht- und Nährsalzänderungen in Tankexperimenten. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 95 pp.	21
2.5 Hagen, W. (1988): Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. <i>Ber. Polarforsch.</i> <u>49</u> , 118 pp.	23
2.6 Hagen, W. & Vleet, E.S.v. (1988): Lipid biochemistry of antarctic zooplankton: Overwintering strategies and trophic relationships. <i>Antarctic Journal</i> , 133-134.	25
2.7 Honjo, S., Manganini, S.J. & Wefer, G. (1988): Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. <i>Deep Sea Research</i> <u>35/8</u> , 1223-1234.	29
2.8 Peinert, R. (1988): Seasonality of planktonic development and sedimentation. In: Wassmann, P. & Heiskanen, A.-S. (eds.) <i>Sediment trap studies in the nordic countries</i> <u>1</u> , 65-77.	30

	Seite
2.9 Voß, M. (1988): Untersuchungen zum Inhalt von Kotballen neritischer und ozeanischer Copepoden. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 77 pp.	31
2.10 Wille, S. (1988): Experimente zum Abbau von Copepoden-Kotballen. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 58 pp.	33
2.11 Bathmann, U. & Bodungen, B.v. (1989): Partikel-sedimentation im Europäischen Nordmeer: Biologische Steuerung. In: Berger, W.H. & Wefer, G. (eds.) Partikelfluß und Kohlenstoffkreislauf im Ozean. Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen <u>6</u> , 34.	35
2.12 Baumann, M., Segl, M., Wefer, G. & Bodungen, B. v. (1989): Chernobyl derived radiocesium in the Norwegian Sea: Flux between water column and sediment. In: Feldt, W. (ed.) The radioecology of natural and artificial radionuclides, Fachverband für Strahlenschutz e.V.	36
2.13 Bodungen, B.v. (1989): Pelagische Primärproduktion und vertikaler Partikelfluß im Ozean - Methodische und konzeptuelle Aspekte. Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 156 pp.	37
2.14 Diel, S. (1989): Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (<i>Calanus finmarchicus</i> , <i>C. glacialis</i> , <i>C. hyperboreus</i> , <i>Metridia longa</i>) in der Framstraße. Diss., Univ. Kiel, 140 pp.	43
2.15 Gradinger, R. (1989): Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in polaren Regionen am Beispiel der Grönländischen See. Diss., Univ. Kiel, 146 pp.	47
2.16 Gradinger, R. & Lenz, J. (1989): Picocyanobacteria in the high Arctic. Marine Ecology Progress Series <u>52</u> , 99-101.	50
2.17 Hargrave, B.T., Bodungen, B.v., Conover, R.J., Fraser, A.J., Phillips, G. & Vass, W.P. (1989): Seasonal changes in sedimentation of particulate matter and lipid content of zooplankton collected by sediment trap in the Arctic Ocean off Axel Heiberg Island. Polar Biology <u>9</u> , 467-475.	51
2.18 Knickmeier, K. (1989): Bestimmung der Freßrate arktischer Copepoden mittels der Magenfluoreszenz-Methode. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 74 pp.	52
2.19 Noji, T. (1989): The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>17</u> , 183 pp.	54

- 2.20 Nöthig, E.-M. & Bodungen, B.v. (1989): Occurrence and vertical flux of faecal pellets of probably protozoan origin in the southeastern Weddell Sea (Antarctica). *Marine Ecology Progress Series* 56, 281-289. 56
- 2.21 Passow, U. (1989): Vertikalverteilung und Sedimentation von Phytoplanktonarten in der mittleren Ostsee während des Frühjahres 1986. Diss., Univ. Kiel, 189 pp. 57
- 2.22 Peinert, R. (1989): Preliminary results of preservative investigations. Sediment trap technology and sampling. U.S. Global Ocean Flux Study 10, 73. 62
- 2.23 Peinert, R., Bodungen, B. v. & Smetacek, V. (1989): Food web structure and loss rate. In: Berger, W.H., Smetacek, V.S. & Wefer, G. (eds.) *Productivity of Ocean: Present and Past, Report of the Dahlem Workshop, Berlin 1988*. John Wiley & Sons, 35-48. 63
- 2.24 Pilnay, C. (1989): Biomasse und vertikale Verteilung von planktischen Foraminiferen im Nordostatlantik. In: *Methodische Ansätze zur Biomassebestimmung mittels biochemischer Parameter und der computer-gestützten Bildanalyse*. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 19, 79-155. Der Artikel von Fr. Pilnay erhielt den A.-Barthel-Preis 1990. 64
- 2.25 Williams, P.J. leB., Bodungen B. v. (Rapporteurs), Bathmann, U.V., Berger, W.H., Eppley, R.W., Feldman, G.C., Fischer, G., Legendre, L., Minster, J.-F., Reynolds, C.S., Smetacek, V.S. & Toggweiler, J.R. (1989): Group Report. Export Productivity from the Photoc Zone. In: Berger, W.H., Smetacek V.S. & Wefer, G. (eds.) *Productivity of the Ocean: Present and Past, Dahlem Konferenz*, John Wiley & Sons, 99-115. 66
- 2.26 Zeitzschel, B. (1989): Die marine Komponente. In: *Physikalische Grundlagen neuer Klimamodelle*. AGF-Dokumentation 6, 25-27. 67
- 2.27 Arndt, K. (1990): Verbreitung, Produktion und Sedimentation von Diatomeen in der Grönlandsee. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 91 pp. 70
- 2.28 Bathmann, U.V., Noji, T.T. & Bodungen, B.v. (1990): Copepod grazing potential in late winter in the Norwegian Sea - a factor in the control of spring phytoplankton growth? *Marine Ecology Progress Series* 60, 225-233. 72
- 2.29 Bock, I. (1990): Bestand und Sedimentation von planktischen Foraminiferen im Europäischen Nordmeer. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 74 pp. 73

	Seite
2.30 Bodungen, B.v., Bauerfeind, E., Koeve, W. & Zeitzschel, B. (1990): Plankton development and vertical particle flux in June/July 1989 in the south-western Greenland Sea, METEOR 10/3. EOS <u>71</u> , 65.	75
2.31 Lampitt, R.L., Noji, T. & Bodungen, B. v.(1990): What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. Marine Biology <u>104</u> , 15-23.	76
2.32 Puch, M. (1990): Zum Silikathaushalt des Pelagials im Europäischen Nordmeer. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 73 pp.	77
2.33 Schrader, H.U. & Karpuz, N. (1990): Norwegian-Iceland seas: transfer functions between marin planktic diatoms and surface water temperature. In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) Geologic History of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic. NATO ASI Series C, Kluver Acad. Publ., 337-361.	80
2.34 Schröder, A. (1990): Zu Vorkommen und Sedimentation von Coccolithophoriden im Europäischen Nordmeer. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 72 pp.	81
2.35 Zeller, U. (1990): Untersuchung zum Vorkommen und zur Nahrungsökologie von Copepoden in der Grönlandsee. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 73 pp.	82
2.36 Bathmann, U.V., Peinert, R., Noji, T. & v. Bodungen, B. (1990): Pelagic Origin and Fate of sedimenting Particles in the Norwegian Sea. Progress in Oceanography, in press.	84
2.37 Samtleben C. & Bickert, T. (1990): Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea. Marine Micropaleontology, in press.	91
2.38 Wassmann, P., Peinert, R. & Smetacek, V. (1990): Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantik. Polar Research, in press.	93
2.39 Bathmann, U., Noji, T. & Bodungen, B.v. (1990): Sedimentation of Pteropods in the Norwegian Sea in autumn. Deep Sea Res., submitted.	95
2.40 Noji, T. (1990): Zooplankton and Sedimentation. Marine Biology, submitted.	123
2.41 Noji, T.T., Estep, K., MacIntyre, F. & Norrbin, F. (1990): Image-analysis of fecal material grazed upon by three species of copepod. Evidence for coprophagy, coprophagy and "decompaction". Marine Ecology Progress Series, submitted.	157

	Seite
2.42 Voss, M. (1990): Content of copepod faecal pellets in relation to food supply in Kiel Bight and its effect on sedimentation rate. Marine Ecol. Prog. Ser., submitted.	181
2.43 Samtleben, C. & Schröder, A.: Coccolithophoriden-Gemeinschaften und Coccolithen-Sedimentation im Europäischen Nordmeer. - Zur Abbildung von Planktonzönosen im Sediment. in prep.	205
A2: Bodennaher Partikeltransport und Sedimentverteilung	231
1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes A2	233
2.) Publikationen	
2.1 Blaume, F.: Postglaziale Hochakkumulationszentren am Kontinentalhang der Norwegischen See: Vergleich Barentsseehang und Gebiet 67° Nord. in prep.	242
2.2 Kachholz, K.-D.: Bemerkungen über die Natur von Korngrößenverteilungen.	249
2.3 Oehmig, R.: Die Isolierung von Sinkgeschwindigkeitsfraktionen mit dem Sand-Sedimentation-Separator (3S) TM . in prep.	251
2.4 Werner, F., Kachholz, K.-D. & Unsöld, G.: Beobachtungen zum Sedimenttransport am Schelfrand südwestlich der Lofoten. in prep.	287
2.5 Rumohr, J.: A high accumulation area on the continental slope off northern Norway and the conception of winter water cascades. Deep Sea Research, submitted.	304
2.6 Rumohr, J.: Eine topographische Sedimentfalle auf dem nördlichen Vöring Plateau. in prep.	338
2.7 Yoon, S.H., Chough, S.K., Thiede, J. & Werner, F. (1990): Late Pleistocene sedimentation on the Norwegian Continental Slope between 67° and 71° N. Mar. Geol., submitted.	344
2.8 Werner, F. & Unsöld, G. (1990): Coarse-sand wave ripples on the Mid-Norwegian Continental Shelf Geo-Marine Letters, submitted.	400
2.9 Altenbach, A.V., Unsöld, G. & Walger, E. (1988): The hydrodynamic environment of Saccorhiza ramosa (BRADY). Meyniana <u>40</u> , 119-132.	401

	Seite
A3: Reaktionen des Benthals auf den Partikelfluß	403
1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes A3	405
2.) Publikationen	
2.1 Meyer-Reil, L.-A. (1987): Bakterien in Sedimenten der Kieler Bucht: Zahl, Biomasse und Abbau von organischem Material. Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 155 pp.	414
2.2 Altenbach, A.V. (1988): Deep-Sea benthic foraminifera and flux rate of organic carbon. Rev. Paleobiol. <u>2</u> (spec.), 719-720.	418
2.3 Graf, G. (1988): Die Reaktionen des Benthals auf den saisonalen Partikelfluß und die laterale Advektion sowie deren Bedeutung für Sauerstoff- und Kohlenstoffbilanzen. Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 77 pp.	419
2.4 Graf, G., Martens, V., Queisser, W., Weinholz, P. & Altenbach, A. (1988): A multicalorimeter for the study of biological activity in marine sediments. Marine Ecology Progress Series <u>45</u> , 201-204.	424
2.5 Heeger, T. (1988): Virus-like particles and cytopathological effects in <i>Elphidium excavatum clavatum</i> , a benthic foraminiferan. Diseases of Aquatic Organisms <u>4</u> , 233-236.	425
2.6 Jensen, P. (1988): Four new nematode species, abundant in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. Sarsia <u>73</u> , 149-155.	426
2.7 Jensen, P. (1988): Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. Deep-Sea Research <u>35</u> , 1173-1184.	427
2.8 Altenbach, A.V. & Sarnthein, M. (1989): Productivity record in benthic foraminifera. In: Berger, W.H., Smetacek, V.S. & Wefer, G. (eds.) Productivity of the ocean: Present and past, Dahlem Konferenz, John Wiley u. Sons, 255-269.	428
2.9 Graf, G. (1989): Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. Nature <u>341/6241</u> , 437-439.	429
2.10 Jumars, P.A. (Rapporteur), Altenbach, A.V., De Lange, G.J., Emerson, S.R., Hargrave, B.T., Müller, P.J., Prahl, F.G., Reimers, C.E., Steiger, T. & Suess, E. (1989): Group Report: Transformation of Seafloor-arriving Fluxes into the Sedimentary Record. In: Berger, W.H., Smetacek, V.S. & Wefer, G. (eds.) Productivity of the Ocean: Present and Past, Dahlem Konferenz, John Wiley & Sons, 291-311.	430

- 2.11 Linke, P. (1989): Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 18, 123 pp. 431
- 2.12 Romero-Wetzel, M. (1989): Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vöring-Plateau (Norwegische See). Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 13, 204 pp. 432
- 2.13 Romero-Wetzel, M. (1989): Branched burrow-systems of the enteropneust *Stereobalanus canadensis* (Spengel) in deep-sea sediments of the Vöring-Plateau, Norwegian Sea. *Sarsia* 74, 85-89. 434
- 2.14 Thomsen, L. (1989): Bakterien und Meiofauna in Gangsystemen der Makrofauna. In: Pilnay, C., Thomsen, L. & Altenbach, A.V. (eds.) Methodische Ansätze zur Biomassebestimmung mittels biochemischer Parameter und der computergestützten Bildanalyse. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 19, 1-77. 435
- 2.15 Altenbach, A.V. (1990): Konstruktive Optimierung und Werkzeuggebrauch bei Einzellern. *Natur und Museum* 120/1, 15-18. 437
- 2.16 Billen, G., Joiris, C., Meyer-Reil, L.-A. & Lindeboom, H.J. (1990): Role of bacteria in the North Sea ecosystem. International Symposium on the Ecology of the North Sea, Texel, in press. 441
- 2.17 Heeger, T. (1990): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 21, 139 pp. 443
- 2.18 Jensen, P. (1990): Nine new and less known nematode species with description of a new genus *Nojinema* gen. n. from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Hydrobiologia*, submitted. 446
- 2.19 Jensen, P. (1990): Re-discovery of *Cerianthus vogti* Danielssen, 1890. A small anthozoan inhabiting in an extended tube-system deeply buried in the deep-sea sediments of the Norwegian Sea. *Sarsia*, submitted. 448
- 2.20 Jensen, P. (1990): Predatory nematodes from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, submitted. 450
- 2.21 Jensen, P. (1990): Bodonematidae Fam. n. (Nematoda, Chromadorida) accomodating *Bodonema vossi* gen. n. et sp. n. from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Sarsia*, submitted. 452

- 2.22 Jensen, P., Emrich, R., Goerke, H. & Weber, K. 454
(1990): Biological, chemical and sedimentological aspects of burrowing traits of the deep-sea enteropneust *Stereobalanus canadensis*. Deep-Sea Research, submitted.
- 2.23 Köster, M., Jensen, P. & Meyer-Reil, L.-A. (1990): 456
Hydrolytic Activity associated with Organisms and Biogenic Structures in Deep-Sea Sediments from the Norwegian-Greenland Sea. In: Proceedings of the First Workshop on Exoenzymes in Aquatic Environments. Reitrain/München, in press.
- 2.24 Linke, P. (1990): Metabolic adaptations of benthic 485
foraminifera to seasonally varying food input. Deep-Sea Research, submitted.
- 2.25 Meyer-Reil, L.-A. (1990): Microorganisms in Marine 518
Sediments: Considerations Concerning Activity Measurements. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 34, 1-6.
- 2.26 Meyer-Reil, L.-A. (1990): Ecological Aspects of 519
Enzymatic Activity in Marine Sediments. In: Proceedings of the First Workshop on Exoenzymes in Aquatic Environments. Reitrain/München, in press.
- 2.27 Meyer-Reil, L.-A. & Köster, M. (1990): Fine-scale 545
distribution of hydrolytic activity associated with foraminiferans and bacteria in deep-sea sediments. Nature, submitted.
- 2.28 Romero-Wetzel, M. & Gerlach S. (1990): Deep-Sea 555
Macrozoobenthos of Vöring-Plateau (Norwegian Sea). Sarsia, submitted.
- 2.29 Thies, A. (1990): The taxonomy, distribution and 586
ecology of *Crithionina hispida* (Flint, 1899). In: Hemleben, C., Schott, D., Kaminski, M. & Kuhnt, W. (eds.) Paleoecology, biostratigraphy, paleoceanography and taxonomy of agglutinated foraminifera. Kluver Acad., in press.
- 2.30 Altenbach, A., Heeger, T., Linke, P., Spindler, M. & 587
Thies, A.: *Miliolinella subrotunda* (MONTAGU 1803) a miliolid foraminifer building large agglutinated tubes for a temporary epibenthic lifestyle. in prep.

BAND 2

- 2.31 Jensen, P., Rumohr, J., Graf, G., Köster, M., & Meyer-Reil, L.-A.: Biological activity across a deep-sea ridge exposed to advection and accumulation of pelagic material. in prep. 605
- 2.32 Meyer-Reil, L.-A., Köster, M. & Charfreitag, O.: Availability of nutrients to a deep-sea benthic community: results from a ship board experiment. II. Induction of microbial activities. in prep. 642
- 2.33 Thies, A.: Artenvergesellschaftungen der Benthosforaminiferen im Europäischen Nordmeer. Diss., Univ. Kiel, in prep. 664
- 2.34 Thomsen, L.: Treatment and sorting of samples for bacteria and meiofauna determinations from the same sediment-probe combined with a semi-automatic image analysis system for biomass estimations. in prep. 665
- A4: Chemische Flüsse durch die benthische Grenzfläche** 673
- 1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes A4 675
- 2.) Publikationen
- 2.1 Scholten, J.C., Botz, R., Mangini, A., Paetsch, H., Stoffers, P. & Vogelsang, E.: High Resolution ²³⁰TH Stratigraphy of Sediments from High Latitude Areas (Norwegian Sea, Fram Strait). Earth Planet.Sci.Lett., in press. 698
- 2.2 Botz, R., Erlenkeuser, H., Koch, J. & Wehner, H. (1990): Analysis of sedimentary organic matter of a glacial/interglacial change (oxygen isotope stage 6/5) in the Norwegian-Greenland Sea. Mar. Geol., submitted. 714
- 2.3 Paetsch, H., Botz, R., Scholten, J. & Stoffers, P. (1990): Akkumulationsraten von Oberflächensedimenten der Norwegisch-Grönländischen See. in prep. 732
- 2.4 Kuhlemann, J. (1990): Zur spätquartären Entwicklung des zentralen Europäischen Nordmeeres anhand des 'Meteor'-Kernes GIK 23269-1. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 82 pp. 745
- 2.5 Knof, R. (1990): Geochemische Untersuchungen und Altersbestimmungen an Wattsedimenten. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 118 pp. 750

	Seite
2.6 Balzer, W. (1989): Chemische Reaktionen und Transportprozesse in oberflächennahen Sedimenten borealer und polarer Meeresgebiete. Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 312 pp.	752
2.7 Mintrop, L.J. (1990): Aminosäuren im Sediment - Analytische Methodik und Ergebnisse aus der Norwegischen See. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>20</u> , 217 pp.	766
2.8 Mintrop, L., Meyer-Reil, L.-A. & Duinker, J.C.: Amino acids in deep-sea sediment porewater - depth profiles of concentrations and microbial activity. in prep.	767
2.9 Arnold, T. (1989): Bestimmung von Mischungskoeffizienten in der Norwegischen See mit ²¹⁰ Pb. Dipl.-Arbeit, Univ. Heidelberg, 85 pp.	806
B1: Seismische Feinschichtung der Sedimente	809
1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes B1	811
2.) Publikationen	
2.1 Uenzelmann, G. (1988): Sedimente des südlichen Äußeren Vöring-Plateaus - Eine hochauflösende reflexionsseismische Untersuchung. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>12</u> , 142 pp.	837
2.2 Uenzelmann, G.: Cenozoic subsidence of the outer Vöring Plateau. Marine Geology, submitted.	839
2.3 Philipp, J. (1989): Bestimmung der Kompressions- und Scherwellengeschwindigkeit mariner Sedimente an Kastenlotkernen: Entwicklung einer Meßapparatur und Vergleich mit sedimentologischen Parametern. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>16</u> , 95 pp.	840
2.4 Vanneste, K., Theilen, F. & Matuschke, D.: The Structure of the Barents Sea Sediment Fan. in prep.	842
2.5 Theilen, F., Pecher, I.A., Neben, S. & Philipp, J.: The relationship between the shear strength and the shear modulus of marine sediments. in prep.	890
2.6 Leurer, K. & Theilen, F.: Seismic velocities and attenuation in fully saturated fine-grained deep-sea sediments under compaction. in prep.	905

	Seite
2.7 Holler, P. & Kassens, H. (1989): Sedimentphysikalische Eigenschaften aus dem Europäischen Nordmeer (Datenreport F.S. METEOR, Reise 7). Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>15</u> , 61 pp.	923
2.8 Kassens, H. (1990): Verfestigte Sedimentlagen und seismische Reflektoren: Frühdiagenese und Paläoozeanographie in der Norwegischen See. Diss., Univ. Kiel, 120 pp.	924
2.9 Hintz, B. (1988): Berechnung von Pseudoimpedanzlogs mit Hilfe autoregressiver Spektrenerweiterung. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 99 pp.	927
2.10 Neben, S. (1988): Durchschallung von Kastenloten - Entwicklung der Apparatur und erste Meßergebnisse. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 123 pp.	929
2.11 Theilen, F. & Pecher, I.: Shear Wave Investigations of the Sea Floor. Estimation and Practical Use of Seismic Velocities. EAEG/SEG Research Workshop, Cambridge, England.	934
2.12 Holler, P. (1988): Sedimentäre Rutschmassen in der Tiefsee. Berichte - Reports, Geol.-Paläont. Inst., Univ. Kiel <u>23</u> , 141 pp.	937
B2: Kurz- und langfristige Schwankungen in der ozeanischen Zirkulation: Abbildung in quartären Sedimenten	939
1.) Tätigkeitsbericht 1988-1990 des Teilprojektes B2	941
2.) Publikationen	
2.1 Mischke, W. (1987): Geologische Untersuchungen an einem Sedimentkern vom Kontinentalfuß des Tromsø-Hanges (Nördl. Norwegische See). Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 51 pp. und Anhang.	947
2.2 Bohrmann, G. (1988): Zur Sedimentationsgeschichte von biogenem Opal im nördlichen Nordatlantik und dem Europäischen Nordmeer (DSDP/ODP-Bohrungen 408, 642, 643, 644, 646 und 647). Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel <u>9</u> , 221 pp.	949
2.3 Dettmer, A. (1988): Ein Beitrag zur Rekonstruktion der spätquartären Entwicklung der zentralen Norwegisch-Grönländischen See anhand des Meteor-kerns 23063-3. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 76 pp.	950

	Seite
2.4 Jansen, E., Bleil, U., Henrich, R., Kringstad, L. & Slettemark, B. (1988): Paleoenviromental changes in the Norwegian Sea and the Northeast Atlantik during the last 2.8 My: ODP/DSDP Sites 610, 642, 643 and 644. <i>Paleoceanography</i> <u>3/5</u> , 563-581.	957
2.5 Ruff, M. (1988): Untersuchungen an Sedimenten aus Großkastengreifern zwischen Jan Mayen und dem Vøring Plateau. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 53 pp.	958
2.6 Rump-Schenk, B. (1988): Diatomeenuntersuchungen an quartären Sedimenten des Europäischen Nordmeeres. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 29 pp. und Anhang.	966
2.7 Struck, U. (1988): Die Ablagerungsgeschichte der zentralen Norwegischen See während der letzten 300.000 Jahre. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 48 pp. und Anhang.	968
2.8 Thiede, J., Pfirman, S., Johnson, G.L., Mudie, P.J., Mienert, J. & Vorren, T. (1988): Arctic deep-sea drilling: scientific and technical challenge of the next decade. In: Ayala-Castanares, A., Wooster, W. & Yanez-Arancibia, A. (eds.) <i>Oceanography</i> , UNAM Press, Mexico D F, 41-57.	972
2.9 Thiede, J., Spielhagen, R.F. & Weinelt, M.H. (1988): Cenozoic northern hemisphere paleoclimate: An enigma of correlation of oceanic and continental stratigraphic sequences. <i>Meyniana</i> <u>40</u> , 47-53.	973
2.10 Bohrmann, G. & Thiede, J. (1989): Diagenesis in Eocene claystones, ODP Site 647, Labrador Sea: formation of complex authigenic carbonates, smectites and apatite. In: Srivastava, S.P., Arthur, M., Clement, B. et al., <i>Proc. ODP, Sci. Results</i> <u>105</u> , 137-154.	974
2.11 Bruland, K.W. (Rapporteur), Bienfang, P.K., Bishop, J.K.B., Eglinton, G., Ittekkot, V.A.W., Lampitt, R., Sarnthein, M., Thiede, J., Walsh, J.J. & Wefer, G. (1989): Group Report: Flux to the Seafloor. In: Berger, W.H., Smetacek, V.S. & Wefer, G. (eds.) <i>Productivity of the Ocean: Present and Past</i> , Dahlem Konferenz, John Wiley & Sons, 193-215.	975
2.12 Eldholm, O., Thiede, J. & Taylor, E. (1989): The norwegian continental margin: tectonic, volcanic and paleoenviromental framework. In: Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et al., <i>Proc. ODP, Sci. Results</i> <u>104</u> , 5-26.	976

- 2.13 Eldholm, O., Thiede, J. & Taylor, E. (1989): 977
Evolution of the Voering volcanic margin. In:
Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et al.,
Proc. ODP, Sci. Results 104, 1033-1067.
- 2.14 Haake, F.-W. & Pflaumann, U. (1989): Late Pleistocene 978
foraminiferal stratigraphy on the Voering-Plateau,
Norwegian Sea. *Boreas* 18, 343-356.
- 2.15 Hempel, P. (1989): Der Einfluß von biogenem Opal auf 979
die Bildung seismischer Reflektoren und die Ver-
breitung opalreicher Sedimente auf dem Vöring
Plateau. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ.
Kiel 14, 131 pp.
- 2.16 Henrich, R. (1989): Glacial/interglacial cycles in 980
the Norwegian Sea: Sedimentology, paleoceanography,
and evolution of late pliocene to quaternary
northern hemisphere climate. In: Eldholm, O.,
Thiede, J., Taylor, E. et al., Proc. ODP,
Sci. Results 104, 189-232.
- 2.17 Henrich, R. (1989): Diagenetic environments of 981
authigenic carbonates and OPAL-CT crystallization
in lower miocene to upper oligocene deposits of the
Norwegian Sea (ODP Site 643, LEG 104). In: Eldholm,
O., Thiede, J., Taylor, E. et. al., Proc. ODP, Sci.
Results 104, 233-247.
- 2.18 Henrich, R., Kassens, H., Vogelsang, E. & Thiede, J. 982
(1989): Sedimentary facies of glacial-interglacial
cycles in the Norwegian Sea during the last 350
ka. *Mar. Geol.* 86, 283-319.
- 2.19 Henrich, R., Wolf, T., Bohrmann, G. & Thiede, J. 983
(1989): Cenocoic paleoclimatic and paleoceanographic
changes in the northern hemisphere revealed
by variability of coarse-fraction composition in
sediments from the Vöring Plateau. LEG 104 drill
sites. In: Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et
al., Proc. ODP, Sci. Results 104, 75-188.
- 2.20 Jansen, E., Slettemark, B., Bleil, U., Henrich, 984
R., Kringstad, L. & Rolfsen, S. (1989): Oxygen and
carbon isotope stratigraphy and magnetostratigraphy
of the last 2.8 Ma: Paleoclimatic comparisons
between the Norwegian Sea and the North Atlantic.
In: Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et al.,
Proc. ODP, Sci. Results 104, 255-272.
- 2.21 Karpuz, N.K. (1989): Surface sediment diatom 985
distribution and holocene paleotemperature
variations in the Gin Sea. Cand. Scient. Thesis,
Univ. Bergen, 199 pp.

- 2.22 Kassens, H. & Sarnthein, M. (1989): A link between paleoceanography, early diagenetic cementation, and shear strength maxima in late quaternary deep-sea sediments? *Paleoceanography* 4/3, 253-269. 987
- 2.23 Locker, S. & Martini, E. (1989): Cenozoic silicoflagellates, ebridians, and actiniscidians from the Vöring Plateau (ODP Leg 104). In: Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et al., *Proc. ODP, Sci. Res.* 104, 543-585. 988
- 2.24 Nees, S. (1989): Biostratigraphie mit benthischen Foraminiferen im Europäischen Nordmeer. Dipl.-Arbeit, Univ. München, 48 pp. und Anhang. 989
- 2.25 Ramm, M. (1989): Late Quaternary carbonate sedimentation and paleo-oceanography in the eastern Norwegian Sea. *Boreas* 18, 255-272. 993
- 2.26 Thiede, J., Eldholm, O. & Taylor, E. (1989): Variability of cenozoic Norwegian-Greenland Sea, paleoceanography and northern hemisphere paleoclimate. In: Eldholm, O., Thiede, J., Taylor, E. et al., *Proc. ODP, Sci. Results* 104, 1067-1120. 994
- 2.27 Baumann, K.-H. (1990): Veränderlichkeit der Coccolithophoridenflora des Europäischen Nordmeeres im Jungquartär. Diss. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 22, 146 pp. 995
- 2.28 Bischof, J. (1990): Dropstones in der Norwegisch-Grönländischen See - Rekonstruktion spätpleistozäner Strömungsmuster. Diss., Univ. Kiel, 183 pp. 999
- 2.29 Bischof, J. (1990): Dropstones in the Norwegian-Greenland Sea - Indications of Late Quaternary Circulation Patterns? In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) *Geologic History of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic*. NATO ASI Series C 308, Kluver Acad. Publ., 499-518. 1001
- 2.30 Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) (1990): *Geological History of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic*. NATO ASI Series C 308, Kluver Acad. Publ. 1002
- 2.31 Bohrmann, G., Henrich, R. & Thiede, J. (1990): Miocene to Quaternary Paleoceanography in the northern North Atlantic: Variability in carbonate and biogenic opal accumulation. In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) *Geologic History of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic*. NATO ASI Series C 308, Kluver Acad. Publ., 647-675. 1005

	Seite
2.32 Elverhøi, A. & Henrich, R. (1990): Glacio-Marine Environments: Ancient Glaciomarine Sediments. In Menzies, J. (ed.) Sediments and Landforms of Part Glacial Environments, Pergamon Press, submitted.	1006
2.33 Gehring, H. (1990): Beitrag zur paläo-ozeanographischen Entwicklung der südwestlichen Norwegischen See während der letzten 405 000 Jahre. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 73 pp.	1085
2.34 Goldschmidt, P., Pfirman, S., Wollenburg, I. & Henrich, R. (1990): Origin of sediment pellets from the Arctic seafloor: sea ice or icebergs? Deep Sea Research, in press.	1094
2.35 Hahn, M., Sarnthein, M., Vogelsang, E. & Erlenkeuser, H. (1990): Early decay of Barents Shelf ice sheet - southward spread of stable isotope signals across the eastern Norwegian Sea. Norsk Geologisk Tidsskrift, submitted.	1129
2.36 Henrich, R. (1990): Cycles, rhythms and events in quaternary arctic and antarctic glaciomarine deposits (a review). In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) Geologic History of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic. NATO ASI Series C <u>308</u> , Kluwer Acad. Publ., 213-244.	1134
2.37 Henrich, R. (1990): Cycles, rhythms and events on high input and low input glaciated continental margin (an overview). In: Einsele, Riecken & Seilacher (eds.) Cycles and Events in Stratigraphy. Springer, in press.	1135
2.38 Jünger, B. (1990): Zur paläoozeanographischen Entwicklung der Islandsee während der letzten 360.000 Jahre (Sedimentologische Untersuchungen am Kern 23353-2/5). Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 69 pp.	1138
2.39 Thiede, J., Altenbach, A., Bleil, U., Botz, R., Mudie, P., Pfirman, S., Sundvor, E. et al. (1990): Properties and history of the central eastern arctic sea floor. Polar Record <u>26</u> (156), 1-6.	1157
2.40 Vogelsang, E. (1990): Paläoozeanographie des Europäischen Nordmeeres anhand stabiler Kohlenstoff- und Sauerstoffisotope. Diss., Univ. Kiel, 137 pp.	1158
2.41 Baumann, K.-H. & Matthießen, J.: Calcareous nannofossil and dinoflagellate cyst assemblages of Holocene and Late Weichselian Deep-Sea sediments from the Norwegian Sea. in prep.	1164
2.42 Locker, S.: Zur postglazialen Entwicklung der Radiolarien im Gebiet des Vöring Plateaus, Norwegische See. in prep.	1188

- 2.43 Rokoengen, K., Erlenkeuser, H., Løfaldi, M. & Skarbø, 1205
O.: A climatic record for the last 12,000 years
from a sediment core on the Mid Norwegian Continen-
tal Shelf. Norsk Geologisk Tidsskrift, in prep.

DOKUMENTATION ÜBER SONSTIGE AKTIVITÄTEN DES SFB 313 1207

SFB-Kolloquia 1209

Mitwirkung an Tagungen 1213

Gastaufenthalt auswärtiger Wissenschaftler 1217

Durchgeführte Expeditionen 1219

Verzeichnis der SFB-Berichte 1221

Verzeichnis der SFB-Publikationen 1225

SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER :

ABBILDUNG UND GESCHICHTE DER OZEANISCHEN ZIRKULATION

Bericht über die Arbeiten im Zeitraum Januar 1988 bis Juli 1990

Das Europäische Nordmeer hebt sich durch viele seiner natürlichen Eigenschaften und durch die hohen Raten ihrer Veränderlichkeit von den anderen Teilbecken des Weltmeeres ab. Seine ozeanischen Wassermassen und ihre Zirkulation beeinflussen auf vielfältige Art und Weise das Klima ganz Nordwesteuropas und damit unsere wichtigsten Lebens- und Umweltbedingungen. Der SFB 313 hat in den Jahren 1987 bis 1990 seine Untersuchungen zur "SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER: ABBILDUNG UND GESCHICHTE DER OZEANISCHEN ZIRKULATION" fortgesetzt, um unter einer genau definierten wissenschaftlichen Perspektive und im Rahmen seiner interdisziplinären Arbeitsgruppen aus verschiedenen Institutionen der Christian-Albrechts-Universität Kenntnisse über Ausmaße und Dauer möglicher Klimaänderungen zu erarbeiten und zu versuchen, eventuelle Konsequenzen für Nordwesteuropa und unsere Umwelt zu erkennen.

Der Sonderforschungsbereich hatte dieses Untersuchungsobjekt gewählt, weil Ozeanbecken und die in ihnen hauptsächlich durch biologische Prozesse gebildeten Sedimentpartikel ein getreues Abbild der Umwelt (hier verstanden als die wichtigsten Eigenschaften der Oberflächen- und Bodenwassermassen als ein Ausdruck des Klimas) auf dem Meeresboden erzeugen. Die zeitliche Veränderlichkeit der Sedimentflüsse, die aus den Sedimentabfolgen abgelesen werden kann, ermöglicht Erkenntnisse über die historischen Änderungen der Ozeanographie und des Klimas in diesem Gebiet. Durch seine Eigenschaft als ein Teilbecken des Weltmeeres erlaubt das Europäische Nordmeer eine Stellungnahme zu globalen Prozessen und hebt dadurch diese Untersuchungen weit über den eigentlichen eng begrenzten regionalen Rahmen hinaus. Das Europäische Nordmeer ist heute eines der Gebiete, in denen es zu einer intensiven Erneuerung der ozeanischen Bodenwassermassen kommt, die über den

Grönland-Schottland-Rücken in die Weiten der Tiefseebecken des Weltmeeres abfließen und daher die Eigenschaften des gesamten Weltmeeres beeinflussen. In der jüngsten geologischen Vergangenheit hat das Europäische Nordmeer die intensivsten und schnellsten paläo-ozeanographischen Veränderungen erfahren, die sich aus dem Wechsel zwischen Glazialen und Interglazialen ergeben. Das Europäische Nordmeer, das ein junges geologisches Teilbecken des Weltmeeres ist, und dessen Ursprung auf plattentektonische Bewegungen zurückgeht, die im Känozoikum eine Tiefwasserverbindung zwischen dem Nordpolarmeer und dem Atlantischen Ozean geschaffen haben, bietet daher für die Arbeiten des Sonderforschungsbereiches ein einzigartiges Untersuchungsobjekt, das in einem eng begrenzten regionalen Rahmen wie kein anderes Teilbecken des Weltmeeres Aussagen zu wichtigen Eigenschaften der globalen Umwelt und ihrer Veränderlichkeit bietet.

In den Abb. 1 und 2 sind die wichtigsten Elemente des Zirkulationsmusters der Oberflächenwassermassen im Europäischen Nordmeer und im angrenzenden Nordatlantik gezeigt und die Arbeitsgebiete, die vom SFB 313 im Berichtszeitraum (1988-1990) aufgesucht worden sind, und die im Rahmen der für die nächsten drei Jahre geplanten Untersuchungen Schwerpunkte bilden werden. Die Arbeiten der Projektbereiche A: ABBILDUNG DER OZEANISCHEN ZIRKULATION und B: GESCHICHTE DER OZEANISCHEN ZIRKULATION haben mit etwas unterschiedlichen Schwerpunktsetzungen die Untersuchungsgebiete aufgesucht und es ist gelungen, mit einer modernen Flotte von Forschungsschiffen Expeditionen in allen Jahreszeiten in diesem wettermäßig so schwierigen Gebiet durchzuführen. Dieses war besonders für die Beobachtungen des TP A1 (PARTIKELFLUSS AUS DEM PELAGIAL) und A2 (BODENNAHER PARTIKELTRANSPORT UND SEDIMENTVERTEILUNG) wünschenswert (siehe Abb. 3 auf Seite 25 des Fortsetzungsantrages).

Dieser Berichtsband gibt eine Übersicht über Tätigkeitsberichte der einzelnen TP des SFB's und zahlreicher erarbeiteter Einzelergebnisse der im Rahmen der TP durchgeführten Untersuchungen.

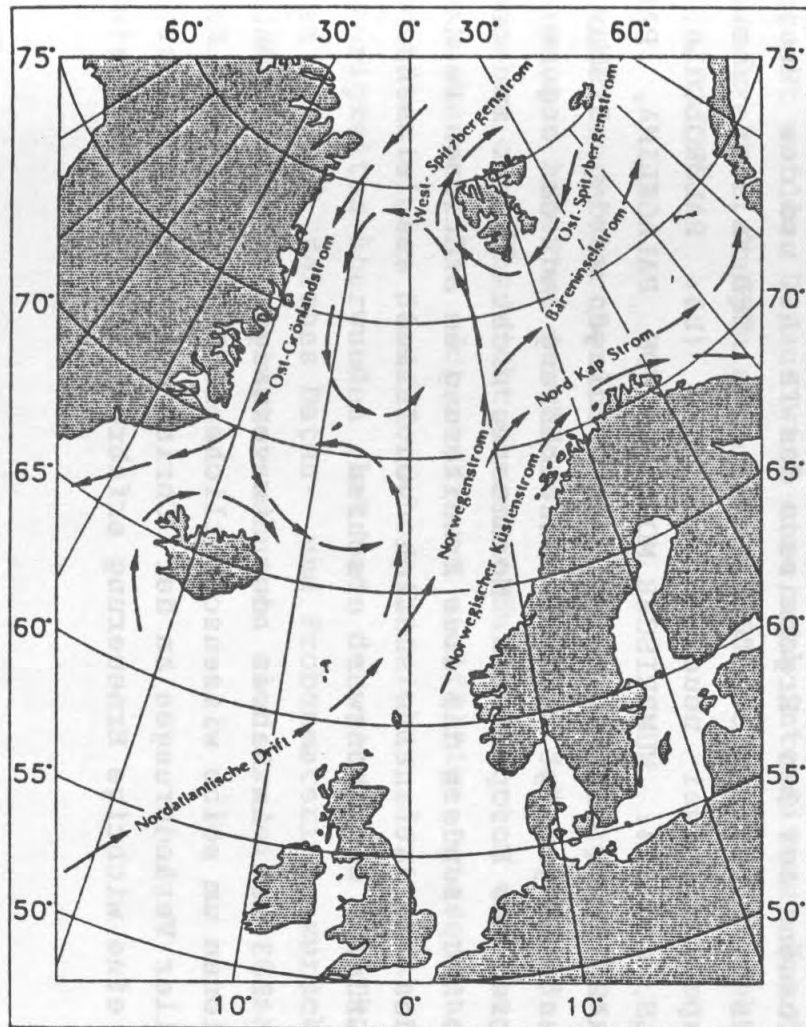


Abb. 1: Zirkulation der Oberflächenwassermassen im Europäischen Nordmeer und im angrenzenden Nordatlantik (nach verschiedenen Quellen).

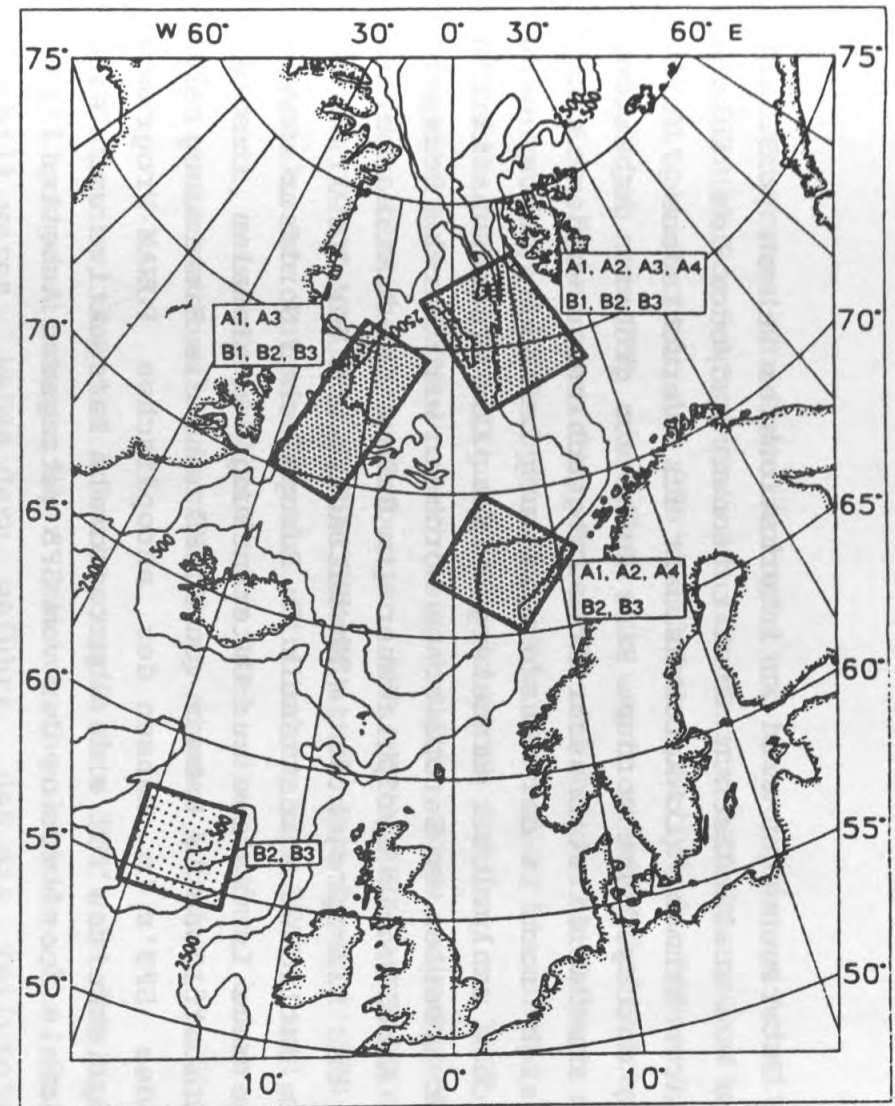


Abb. 2: Schwerpunktgebiete der Untersuchungen des SFB 313 in den Jahren 1991 bis 1993. Die vorgesehenen Arbeiten werden von mehreren Teilprojekten geplant und durchgeführt. Das neue Arbeitsgebiet südlich des Grönland-Schottland-Rückens dient der Verzahnung mit JGOPS (A1,B2,B3).

Viele der Untersuchungen sind in internationalem Rahmen (z.B. mit Co-Autoren von ausländischen Institutionen) und/oder dem interdisziplinären Rahmen (Co-Autorenschaft aus verschiedenen Teilprojekten) durchgeführt worden. Eine Reihe von größeren Arbeiten, die z.T. als Habilitationsschriften abgeschlossen worden sind, oder die sich noch in der Ausformulierung befinden, geben eine Zusammenschau zahlreicher Einzelergebnisse. Der wissenschaftliche Rahmen der Arbeiten im Europäischen Nordmeer wird durch Perspektiven von Arbeiten im Nordpolarmeer (im Rahmen der Arktisarbeitsgruppen), des Klimaprojektes im Nordatlantik und der ODP-Arbeitsgruppen im östlichen Nordatlantik im Europäischen Nordmeer erweitert. Eine neue Initiative zur Untersuchung der globalen ozeanischen Sedimentflüsse im Rahmen von JGOFS und die Einbindung der Arbeiten des SFB's im Rahmen des europäischen PONAM-Programms bieten Möglichkeiten für eine überregionale Perspektive und eine internationale Koordination der vom SFB getragenen Arbeiten.

Die aus beiden Projektbereichen gewonnenen Erkenntnisse haben den Anlaß zu einer erneuten Diskussion um die wissenschaftliche Zielsetzung des SFB's gegeben, die sich in der veränderten thematischen Fassung des SFB's für die nächste Antragsphase unter dem Titel: VERÄNDERUNGEN DER UMWELT: DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK niederschlagen. Die Erkenntnisse der Projektbereiche A (vornehmlich aufbauend auf den Ergebnissen des TP A1) und des Projektbereiches B haben dazu geführt, daß der SFB in der nächsten Berichtsperiode zwei neue Teilprojekte (B3: PALÖKOLOGIE DES PELAGIALS, und B4: NUMERISCHE MODELLE VON PALÄOKLIMA, PALÄO-OZEOGRAPHIE UND SEDIMENTATION) vorgeschlagen werden. Bisher hat sich ebenfalls gezeigt, daß die Beschränkung auf das engere Arbeitsgebiet des Europäischen Nordmeeres nicht länger zu rechtfertigen ist, sondern daß eine Erweiterung um Stationen im Hauptbecken des Nordatlantiks südlich von Island aus wissenschaftlichen Gründen wünschenswert erschien.

Der SFB 313 hat im Rahmen der im vergangenen Jahr geführten Diskussionen um seine wissenschaftliche Zielsetzung und im Rahmen personeller Veränderungen an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel eine wichtige Erneuerung erfahren. Durch die Einbeziehung

des Institutes für Polarökologie und verschiedener Arbeitsgruppen des GEOMAR Forschungszentrums für marine Geowissenschaften konnte die Mitgliedschaft des SFB's 313 beträchtlich bereichert werden. Unabhängig vom SFB, aber doch in enger wissenschaftlicher Koordination, haben sich die Arbeiten und Pläne im Rahmen des ODP-Schwerpunktes im Europäischen Nordmeer die Planungen für die deutsche JGOFS Beteiligung, der deutsche Beitrag zu IGBP und zum europäischen PONAM-Projekt entwickelt. Enge wissenschaftliche Kontakte bestehen zum Hamburger SFB (KLIMARELEVANTE PROZESSE IM SYSTEM OZEAN-ATMOSPHERE-KRYOSPHERE) und zum Bremer SFB im Südatlantik. Die internationale Einbindung des SFB's und die Möglichkeit, auswärtige Gäste nach Kiel einzuladen, haben zu einer engen internationalen Verflechtung dieser Arbeiten geführt.

Die Tatsache, daß die Arbeitsgruppen des SFB's in den ersten zwei Bewilligungszeiträumen über zahlreiche Gebäude der Universität verteilt waren, haben dazu geführt, daß die Teilprojekte ein gewisses Eigenleben entwickelt haben. Gemeinsame Veranstaltungen, wie z.B. die Serie von SFB-Kolloquia und die gemeinsam organisierten und durchgeführten Expeditionen spielten daher eine zentrale Rolle in der internen Koordination des SFB's. Im Laufe des Sommers 1990 können die Arbeitsgruppen des SFB's endlich in dem umgebauten eigenen Gebäude im östlichen Bereich des Campus gesammelt werden. Daraus wird eine noch intensivere Koordination der Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Teilprojekten des SFB's erhofft.

Die Arbeiten dieser Berichtsbände, die den Antrag auf die Finanzierung der Arbeiten des SFB's 313 für die Jahre 1991-93 begleiten, geben eine Übersicht über die durchgeführten und begonnenen Untersuchungen. Sie dokumentieren vielfältige wissenschaftliche Aktivitäten eines Sonderforschungsbereiches, der seine Anlaufschwierigkeiten überwunden hat und der jetzt in den kommenden Jahren auf ein reiches Daten- und Probenmaterial zurückgreifen kann und dessen Einzeluntersuchungen sich zu einer Gesamtschau zusammenfügen werden lassen.

Arbeitszustand bei der letzten Antragsstellung

Die Arbeiten im Teilprojekt A1 basierten zunächst auf der Hypothese, daß der jährliche Ablauf der Prozesse im Pelagial und der daraus resultierenden vertikalen Partikelflüsse zu Beginn der Vegetationsperiode im Sommer durch das schnelle Wachstum der Phytoplanktonblüte sowie der durch den hohen Nährstoffverbrauch der im Sommer im Pelagial akkumulierten heterotrophen Organismen gekennzeichnet sein würde. Da für diese Phase nur geringe Heterotrophieaktivitäten postuliert wurden, wurde erwartet, daß ein großer Teil der akkumulierten Biomasse als Phytodetritus zu Boden sinkt.

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313
TEILPROJEKT A1
Im Sommer 1988 sollte das Maximum des jährlichen Partikelflusses im Pelagial erreicht sein. Die Untersuchungen der ersten Jahre ergaben jedoch, daß das pelagiale System von Beginn der Wachstumsperiode an stark von toxischen Organismen, vornehmlich cilierten Copepoden, kontrolliert wird, die die Phytoplanktonblüte durch Freisetzung von toxischen Substanzen verhindern. Die neuen Nährstoffe wurden nur langsam verbraucht, und auch das jährliche Maximum der Biomasse trat später auf und wurde nur zu einem geringen Teil von Phytodetritus ausgehend.

THEMA: PARTIKELFLUSS AUS DEM PELAGIAL
Die Untersuchung dieses Phänomens im Feld und in Experimenten war der Schwerpunkt der Arbeiten im vergangenen Antragszeitraum. Neben diesen Voruntersuchungen in der Grönland-See befanden sich methodische Entwicklungen weiterbetrieben.

Die Untersuchungen dieses Phänomens im Feld und in Experimenten war der Schwerpunkt der Arbeiten im vergangenen Antragszeitraum. Neben diesen Voruntersuchungen in der Grönland-See befanden sich methodische Entwicklungen weiterbetrieben.

TÄTIGKEITSBERICHT 1988-1990 DES TEILPROJEKTES A1

Kenntnisstand bei der letzten Antragstellung

Die Arbeiten im Teilprojekt A1 basierten zunächst auf der Hypothese, daß der jährliche Ablauf der Prozesse im Pelagial und des daraus resultierenden vertikalen Partikelflusses zu Beginn der Wachstumsperiode von einer zeitlich begrenzten Frühjahrsblüte des Phytoplanktons dominiert wird. Der Zusammenbruch dieser Frühjahrsblüte sollte der Ausgangshypothese folgend durch den schnellen Verbrauch der im Winter in der Deckschicht akkumulierten Nährsalze erfolgen. Da für diese Phase nur geringe heterotrophe Aktivitäten postuliert wurden, wurde erwartet, daß ein großer Teil der akkumulierten Biomasse als Phytodetritus zu Boden sinkt. Dieses Ereignis sollte das Maximum des jährlichen Partikelflusses darstellen.

Die Untersuchungen der ersten Jahre ergaben jedoch, daß das pelagische System von Beginn der Wachstumsperiode an stark von herbivoren Organismen, vornehmlich calanoiden Copepoden, kontrolliert wird. Hierdurch kam es im Frühjahr zu keiner plötzlichen Akkumulation der Phytobiomasse, die neuen Nährsalze wurden nur sehr langsam verbraucht, und auch das jährliche Maximum der Sedimentation trat später auf und wurde nur zu einem geringen Teil von Phytodetritus ausgemacht.

Die Untersuchung dieses Phänomens im Feld und in Experimenten war ein Schwerpunkt der Arbeiten im vergangenen Antragszeitraum. Daneben wurden einige Voruntersuchungen in der Grönland-See begonnen und methodische Entwicklungen weiterbetrieben.

Ausfahrten in das Europäische Nordmeer

Während der METEOR-Reise M7 (Juli bis September 1988) nahmen Mitglieder des Teilprojektes an drei Fahrtabschnitten teil. Die Arbeiten dienten dem Austausch der Jahresverankerungen mit Sinkstofffallen, der Durchführung einer pelagischen Studie zur Zeit des maximalen Vorkommens von Pteropoden bei gleichzeitigem Einsatz von treibenden Fallen in der Norwegischen See, dem Ausbringen einer Pilotverankerung in der Grönland See und der Aufnahme eines Transektes vom Vöring Plateau durch das Norwegenbecken bis in den Ostgrönlandstrom zur Erfassung des Nanoplanktons in Wassersäule und Sedimenten.

Im Juni/Juli 1989 wurden im Rahmen der METEOR-Reise M10 die ersten pelagischen Untersuchungen in der Grönland See durchgeführt. Daneben wurden Messungen im Norwegenbecken durchgeführt. Je eine Verankerung mit 3 Sinkstofffallen wurde im Norwegenbecken und in der Grönland-See ausgebracht.

Im November 1989 fand eine Fahrt mit VALDIVIA statt, auf der in der Grönland See und der Norwegischen See die winterlichen Bedingungen in Schichtung, Nährsalz-, Partikel- und Zooplanktonverteilung aufgenommen wurden.

Methodische und technische Arbeiten

Es wurden zwei neue Geräte, eine automatische Titrieranlage für Sauerstoff und eine HPLC-Anlage, beschafft und zum Einsatz gebracht.

Die Sauerstoffanlage wurde nach einem Gerät britischer Kollegen entwickelt und wesentlich moderner und handlicher konstruiert. Die Anlage arbeitet mit stark konzentriertem Titer und maximaler Titermenge von 1 mL pro Probe. In kleinen Schritten wird die Probe übertitriert, wobei die Farbveränderung photometrisch be-

stimmt wird. Der genaue Umschlagpunkt wird über ein Rechnerprogramm bestimmt. Es wurde eine pulsierende Lichtquelle eingebaut, wodurch die photometrische Messung vom Umgebungslicht nicht mehr beeinflußt wird. Nach anfänglichen Problemen mit der Software und und auftauchenden Luftblasen im Titriersystem kann nun mit der Anlage eine Reproduzierbarkeit von 0,1% und 0,2% unter Laborbeziehungsweise Schiffsbedingungen erzielt werden.

Die HPLC-Anlage zur Messung von Chlorophyll und seinen fluoreszierenden Abbauprodukten wurde mit einer Niederdruckpumpe und Mischkammer für die Laufmittel ausgerüstet. Gegenüber Hochdruckpumpen hat dieses Verfahren den Vorteil, daß nur eine Pumpe für die Zuführung der Laufmittel benötigt wird. Die Eichungen für Chlorophyll_a und _b und Phaeophytin stellten sich als einfach heraus, da hierfür brauchbare Standards leicht zu beschaffen sind. Chlorophyll_c und Phaeophorbide können bisher nur in relativen Einheiten über die Peakflächen dieser Pigmente aus den Proben angegeben werden.

Es wurde im vergangenen Antragszeitraum weiterhin damit begonnen, nicht fluoreszierende akzessorische Pigmente zu bestimmen, die Aufschluß über die taxonomischen Gruppen im Phytoplankton zulassen. Die Eichungen für diese Pigmente wurde über selbsthergestellte Standards aus Reinkulturen vorgenommen. Zur deutlichen Trennung der Pigmente wurden die Laufmittel in abgestuften Mischungsgradienten zugeführt und es wurden verschiedene Laufmittel eingesetzt. So gelang es unter anderem, die Pigmente Zeaxanthin (spezifisch für Cyanobakterien) und Lutein (spezifisch für Chlorophyten) deutlich zu trennen.

Gegenüber Wassersäulenmessungen stellte sich die Trennung und Zuordnung von Pigmenten aus Sinkstoffen als sehr viel schwieriger heraus. Durch die größere Vielfalt absorbierender Substanzen zeigen die Chromatogramme aus den Sinkstoffproben erheblich mehr Peaks und auch die Möglichkeit der Koelution verschiedener Sub-

stanzen steigt. Die Zuordnung einzelner Peaks zu bestimmten Pigmenten erfolgt über das Auffangen der Probe unterhalb der Trennsäule nach dem Erscheinen des Peaks und die Aufnahme eines detaillierten Absorptionsspektrums dieser Unterprobe. Dieses Verfahren wird durch die kurze Aufeinanderfolge der Peaks und die zum Teil sehr geringen Probenmengen aus den Sinkstoffen erschwert.

Zur Zeit werden zur Verbesserung der Trennung und der Retentionszeiten für die untersuchten Pigmente neue Laufmittel und Veränderungen der Gradientenelution für die Mischung der Laufmittel getestet. Hierbei wird eng mit verschiedenen Gruppen im Rahmen des JGOFS-Programmes zur Vereinheitlichung der Methodik zusammengearbeitet.

In Zusammenarbeit mit der Werkstatt des Instituts für Meereskunde und dem Hersteller Salzgitter-Elektronik wurden die Sinkstofffallen in Material, Mechanik und Elektronik erheblich verbessert, sodaß die herstellerbedingten Ausfälle der Fallen, die leider in den Verankerungszeiträumen von 1987 bis 1989 erheblich waren, behoben werden konnten. Alle Fallen werden unter anderem einem Test im Drucktank bei 500 bar unterzogen.

Die Aufhängung der treibenden Fallen wurde erheblich vereinfacht. Die schweren, kostenaufwendigen Spieren, die als Markierung und Träger der treibenden Fallen dienten, wurden durch Kugelstränge ersetzt. Je nach dem Gewicht der Fallen wird ein Teil der Kugeln unter Wasser gezogen, die anderen schwimmen flach an der Wasseroberfläche. Eine leichte, flache Boje dient als Träger für die Nahpeilsender.

Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse

Norwegische See

Im Gegensatz zu Seegebieten, in denen der Lebenszyklus von herbivoren Copepoden nicht mit einer deutlichen saisonalen Vertikalwanderung verbunden ist, können in der Norwegischen See im Frühjahr Copepoden, vornehmlich Calanus finmarchicus, in so großer Anzahl aus ihren Überwinterungstiefen an die Oberfläche aufsteigen, daß sie durch ihren Freßdruck die Akkumulation des Phytoplankton kontrollieren können. Hierdurch kommt es zu Beginn der Wachstumsperiode, bevor die akkumulierten Nährsalze verbraucht sind, zum Aufbau eines komplexen pelagischen Nahrungsnetzes und erhöhter Produktion, die auf regenerierten Nährsalzen basiert (Peinert 1988; Peinert et al. 1989; Noji 1989; Bathmann et al. 1990 in press).

Das Ausmaß dieser Kontrolle durch die Copepoden hängt direkt von der zeitlichen Übereinstimmung ihrer Aufwärtswanderung mit dem Beginn des autotrophen Wachstums zusammen. Die Auswirkungen einer zeitlichen Verschiebung können durch eine kleine, in der Oberfläche überwinternden Population von Copepoden teilweise gedämpft werden. Diese reagieren unmittelbar auf eine Steigerung des Nahrungsangebotes und können dadurch eine schnelle Akkumulation des Phytoplanktons beim Einsetzen des Wachstums zeitweilig verhindern (Bathmann et al. 1990).

Eine entscheidende Rolle kommt in dieser Phase der Verwertung der Kotballen der herbivoren Copepoden zu. Die Aktivität der Copepoden verhindert neben der raschen Akkumulation der Phytobiomasse auch die sonst für Frühjahrsentwicklungen typische Sedimentation der aufgebauten autotrophen Biomasse (Peinert et al. 1989). Die Kotballen der Copepoden haben auf Grund ihrer Größe (≥ 0.5 bis 1.0 mm) eine potentielle Sinkgeschwindigkeit bis zu mehreren hundert Metern pro Tag. Die Produktion solcher Kotballen könnte dadurch zu einem erheblichen vertikalen Partikelexport führen.

Die aktuelle Sinkgeschwindigkeit der Kotballen hängt jedoch von ihrem Inhalt, ihrer Packungsdichte und der Wiederverwertung in den oberen Wasserschichten ab (Voß 1988; Voß 1990 subm.). Von außen wird die chitinöse Membran der Kotballen sehr schnell von Bakterien besiedelt, deren Anzahl danach jedoch wieder abnimmt. Es zeigte sich, daß bei ausschließlich bakteriellem Abbau die Kotballen erst nach 20 Tagen zerfallen (Wille 1988).

Diese Ergebnisse und die Beobachtungen, daß im Frühjahr kaum Kotballen sedimentieren, deuten darauf hin, daß ein Absinken der Kotballen zur Zeit ihrer maximalen Produktion durch einen anderen Prozeß verhindert werden muß. Die Wiederaufnahme durch die Copepoden (Coprophagie) ist ein möglicher Prozeß. Indirekte Hinweise hierauf ergeben sich durch die Beobachtung, daß ein starker Sedimentpuls von Kotballen zur Zeit des maximalen saisonalen Partikelfluß im Juni/Juli (Abb.1) mit dem Abwandern eines großen Teiles der Copepoden in tiefere Wasserschichten zusammenfällt (Peinert 1989; Bathmann et al. 1990 in press).

In Experimenten wurde ein weiterer Prozeß entdeckt. Die Copepoden ingestieren die Koballen dabei nicht vollständig, sondern zerstören diese durch die Aufnahme der Membran (Coprhexie). Dadurch zerfallen die Kotballen in kleine Partikel mit niedriger Sinkgeschwindigkeit und können somit in der Oberflächenschicht abgebaut werden. Die Copepoden ingestieren dabei die nährstoffreiche Membran und die hohe Initialbiomasse der Bakterien auf der Membran (Lampitt et al. 1990).

Die Auswirkungen interannueller Schwankungen in der Biomasse der aufsteigenden Copepoden und im Zeitpunkt des Auftauchens im Oberflächenwasser zeigen sich deutlich im Verlauf des jährlichen Partikelflusses (Abb.1). Im Jahre 1988 setzte die erhöhte Sedimentation schon zwei Monate früher als sonst ein. Dieses könnte auf ein in Bezug zur Frühjahrsentwicklung des Phytoplanktons spätes Auftauchen der Copepoden hinweisen. Hierfür sprechen

Voering Plateau

POC-sedimentation ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)

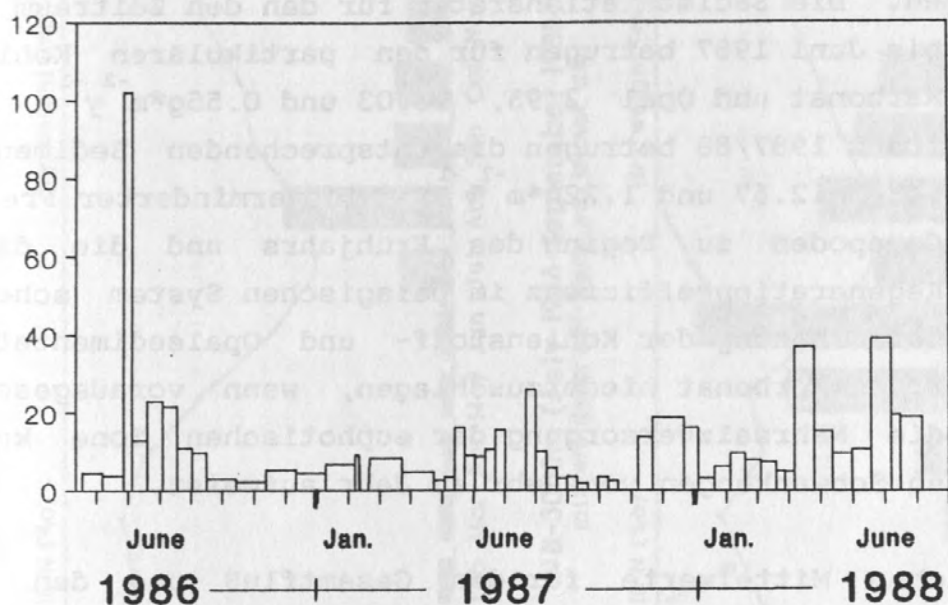


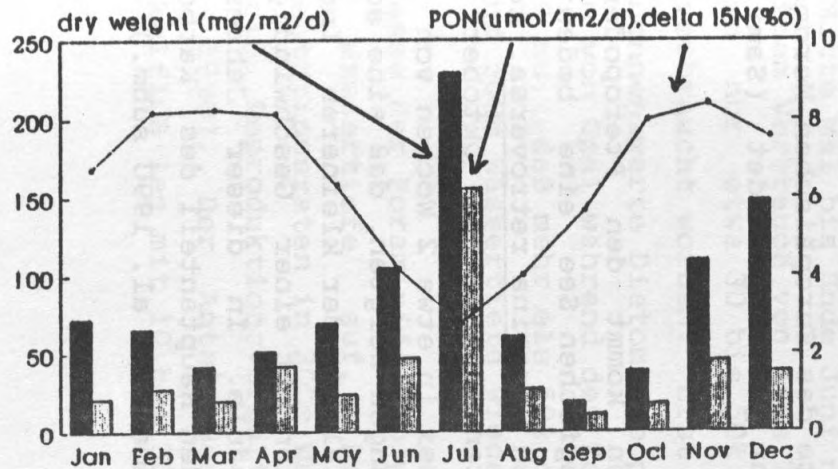
Abb.1: Der vertikale Fluß von partikulärem organischen Kohlenstoff (POC) in 500m Wassertiefe auf dem Voeringplateau im Zeitraum zwischen Mai 1986 und August 1988 ($68^{\circ}\text{N}; 07^{\circ}\text{E}$; 1200m Wassertiefe).

auch die wesentlich höheren Mengen an Opal, die im Frühjahr 1988 sedimentierten. Die Sedimentationsraten für den Zeitraum von Juni 1986 bis Juni 1987 betrugen für den partikulären Kohlenstoff, für Karbonat und Opal 2.95, 13.03 und $0.55 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$. Im gleichen Zeitraum 1987/88 betrugen die entsprechenden Sedimentationsraten 4.48, 12.67 und $1.22 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$. Ein verminderter Freßdruck der Copepoden zu Beginn des Frühljahrs und die damit erniedrigte Regenerationseffizienz im pelagischen System scheint sich in einer Erhöhung der Kohlenstoff- und Opalsedimentation gegenüber der von Karbonat niederschlagen, wenn vorausgesetzt wird, daß die Nährsalzversorgung der euphotischen Zone keine entsprechenden Schwankungen von Jahr zu Jahr aufweist.

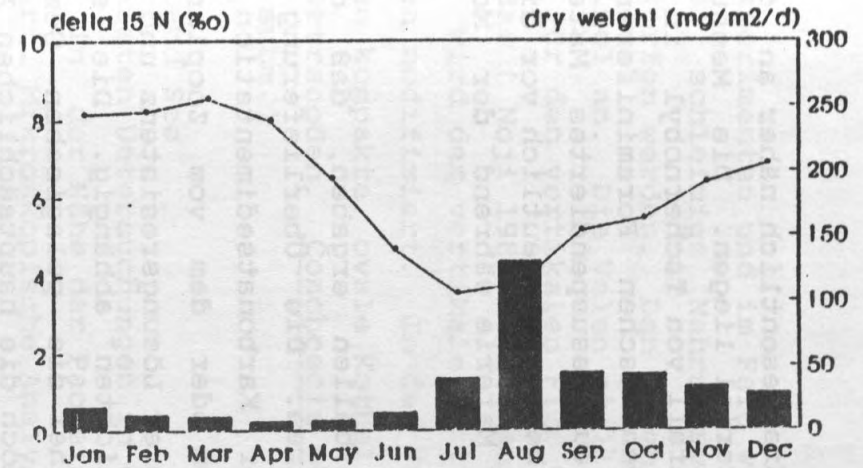
Die monatlichen Mittelwerte für den Gesamtfluß und den des partikulären organischen Stickstoffs zeigen, daß trotz der Unterschiede zwischen Jahr zu Jahr generell die Hauptsedimentation erst im Verlaufe des Sommers einsetzt (Abb.2). Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte zwischen 3 und 4 liegen zu dieser Zeit nahe bei denen des Phytoplanktons und zeigen, daß es sich dabei um nur geringfügig abgebautes Material aus der euphotischen Zone handeln muß. Die Ergebnisse aus den Fallen im Norwegenbecken ($70^{\circ}\text{N}; 00^{\circ}\text{E}$; 3300m Wassertiefe) zeigen den gleichen jährlichen Verlauf in der Sedimentation (Abb.2). Auch hier sedimentiert das "frischeste" pelagische Material im July/August. Hierbei muß es sich um Material mit hoher Sinkgeschwindigkeit handeln, da es fast gleichzeitig in 1000 und 3000m Wassertiefe in den Fallen auftaucht. Diese Ergebnisse unterstreichen die Schlußfolgerungen aus den Beobachtungen vom Voering Plateau, daß erst nach dem Abwandern der Copepoden frische Kotballen mit hoher Sinkgeschwindigkeit zum Meeresboden sedimentieren.

Die wesentlich höheren Raten des Gesamtflusses in der 3000m-Falle deuten auf erhebliche Resuspension von Material vom 300m tiefer liegenden Meeresboden hin. Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte des Materials in der 3000m-Falle liegen generell näher an denen des Sedimentes als die

VP-500m (February 1987-August 1988)
mittlere delta 15N-Werte, dw, PON



NB-1000m (July 1986-June 1989)
mittlere delta 15 N Werte pro Monat, dw



NB-3000m (July 1986-September 1988)
mittlere delta 15N-Werte pro Monat, dw

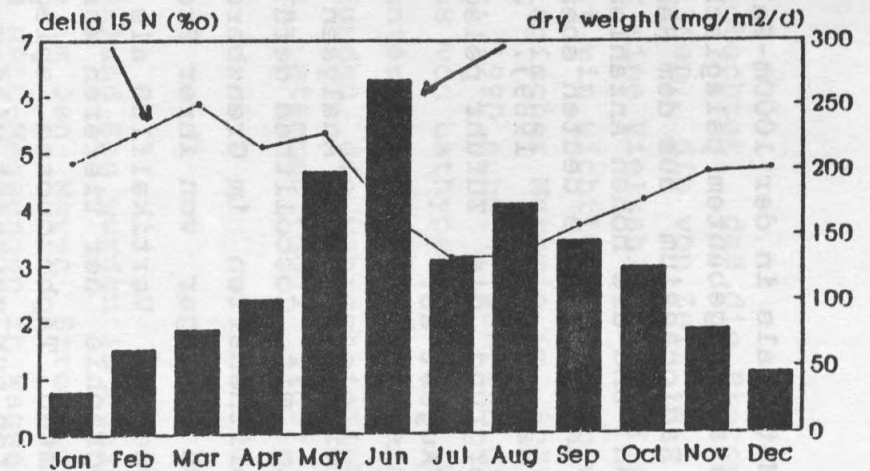


Abb.2: Monatliche Mittelwerte des Gesamtflusses (dry weight) und der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte aus Fallen vom Voering Plateau (VP) und im tieferen Norwegenbecken (NB). Für das Voering Plateau sind außerdem die monatlichen Mittelwerte für die vertikalen Flussraten des partikulären organischen Stickstoffs (PON) dargestellt.

des Materials in der 1000m-Falle, die wesentlich näher an denen von stark abgebautem pelagischen Material liegen. Die Messungen von Radiocaesium aus dem Reaktorunfall von Tschernobyl in den Fallen und die hohen Anzahlen von benthischen Foraminiferen in der unteren Falle deuten ebenfalls auf resuspendiertes Material hin (Baumann et al. 1989). Jedoch hebt sich deutlich vor diesem Hintergrund die Zufuhr pelagischer Materie während der Monate Juli/August ab.

Die mikroskopischen Analysen der Kotballen ergaben, daß diese häufig mit Coccolithen gefüllt waren. Die Überlieferung von Coccolithenarten im Grenzbereich der Karbonatsedimentation ist jedoch weniger von ihrer Produktion oder dem vom Zooplankton gesteuerten Vertikalfluß als von ihrer Lösungsresistenz und der Hydrographie der tieferen Wasserschichten abhängig. Die stark verarmten Taphozöosen spiegeln daher die pelagischen Gemeinschaften nur verzerrt wieder. Da jedoch die hauptsächlichen Arten Emiliani huxleyi und Coccolithus pelagicus sich sowohl durch ihre ökologischen Präferenzen als auch durch ihre Lösungsresistenz unterscheiden, werden auch durch die verarmten Coccolithen-Ansammlungen der Oberflächensedimente des Europäischen Nordmeeres die verschiedenen Wassermassen recht gut abgebildet (Samtleben und Schröder 1990).

Neben den oben erwähnten Copepoden kommt den Pteropoden im pelagischen Nahrungsnetz der Norwegischen See eine bedeutende Rolle zu. Die Pteropoden, vornehmlich Limacina retroversa, zeigen ihre Hauptentwicklung in den Monaten August bis Oktober. Die Schalen dieser Organismen können dabei in etwa 2 Wochen von <0.5 auf >1.0mm anwachsen. Feldbeobachtungen zeigten, daß eine solche Wachstumsphase mit einer hohen Mortalität der kleineren Individuen einhergeht. Deren Schalen sinken mit einer Geschwindigkeit von ca. 100m/Tag aus der Wassersäule. In dieser Jahreszeit stellen die Schalen der Pteropoden den Hauptanteil des Karbonatflusses zur Sedimentoberfläche (Bathmann et al. 1990 subm.).

In Experimenten und im Feld wurde beobachtet, daß die Pteropoden große, schleimige Nahrungsvelen bilden, die von Zeit zu Zeit abgeworfen werden. Den Velen haftet eine Vielzahl verschiedener Partikel an. Die Velen stellen damit ein wichtiges Transportmedium für den vertikalen Fluß von pelagischer Materie im Spätsommer dar (Noji 1989; Bathmann et al. 1990 subm.). Während dieser Zeit wird der vertikale Partikelfluß von bathypelagischen Organismen modifiziert. In den Fällen unterhalb von 500m Wassertiefe wurden kompakte, ovale Kotballen gefunden, die wahrscheinlich von dem Ostracoden, Conchoecia obtusata, stammen (Noji 1989; Noji 1990 subm.)

Grönland See

Die ersten Untersuchungen in der Grönland See wurden im Juni/Juli 1989 in der Nähe der Packeisgrenze im Jan Mayen Strom durchgeführt. Mikroskopische Analysen und HPLC-Messungen in Wassersäule und treibenden Sinkstoffallen zeigen, daß zu Beginn der Wachstumsphase nackte Flagellaten, Dinoflagellaten und Phaeocystis das Phytoplankton dominierten. Die Diatomeen waren in der Phase von Mitte Mai bis Ende Juni nur von untergeordneter Bedeutung. Bei einem Verbrauch von etwa 70 bis 80% des Nitratgehaltes waren dagegen nur etwa 30 bis 50% des Silikates in der euphotischen Zone verbraucht worden. Erst zu Beginn des Juli entwickelte sich eine nennenswerte Diatomeenpopulation (Arndt 1990). Die Sedimentation von Opal während des Zeitraumes von Mai bis Juli läßt den Schluß zu, daß mehr als 50% des partikulären Silikates zwischen 100 und 500m Wassertiefe wieder in Lösung gehen (Puch 1990).

Die Masse der Foraminiferenpopulation hielt sich zwischen 100 und 200m Wassertiefe auf. Diese Verteilung und die hohen Sedimentationsraten in 300m Wassertiefe werden durch das saisonal bedingte Reproduktionsverhalten der Foraminiferen hervorgerufen (Bock 1990). Der Anteil des Karbonats am gesamten vertikalen Partikelfluß lag mit 10 bis 30% wesentlich über dem des Opals.

Die täglichen Freßraten des Zooplanktons, gemessen über die Magenfluoreszenz, lagen zwischen <0.5 und 2.5% der Biomasse des Phytoplanktons. Dieses deutet auf einen wesentlich geringeren Freßdruck bei der Frühjahrsentwicklung in der Grönland See gegenüber dem in der Norwegischen See hin (Zeller 1990). Dennoch deuten die hohen Mengen an Phaeophorbiden im Material der Sinkstofffallen auf einen erheblichen Beitrag von Kotballen des herbivoren Zooplanktons zum vertikalen Fluß organischer Materie während dieser Phase (Juni/Juli) hin (Abb.3). Die höheren Mengen an 19'Hexanoyloxyfucoxanthin gegenüber dem Fucoxanthin zeigen, daß mehr Phaeocystis als Diatomeen entweder als Phytodetritus und/oder in Kotballen sedimentierten.

Das mit X bezeichnete Pigment konnte bisher nicht identifiziert werden. Es zeigt ähnliche Adsorptionseigenschaften wie das Echinenon, welches in allen Phytoplanktonorganismen vorkommt, jedoch nur in sehr geringen Mengen. Die absoluten Mengen dieses unbekannten Pigmentes waren in der Wassersäule und in den Sinkstoffängen höher als alle anderen untersuchten Pigmente. Es weist daher auf eine häufig vorkommende Gruppe von Organismen hin.

Die bisherige Auswertung der Proben aus den Fallen der Jahresverankerung im Jan Mayen Strom erlaubt noch keine endgültige Beschreibung des jährlichen Ablaufes des vertikalen Partikelflusses. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß das Maximum des Partikelflusses zu sehr unterschiedlichen Zeiten im Jahr erfolgen kann. Dieses steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit den jährlichen Unterschieden im Beginn der Wachstumsperiode in Abhängigkeit von der Eisbedeckung.

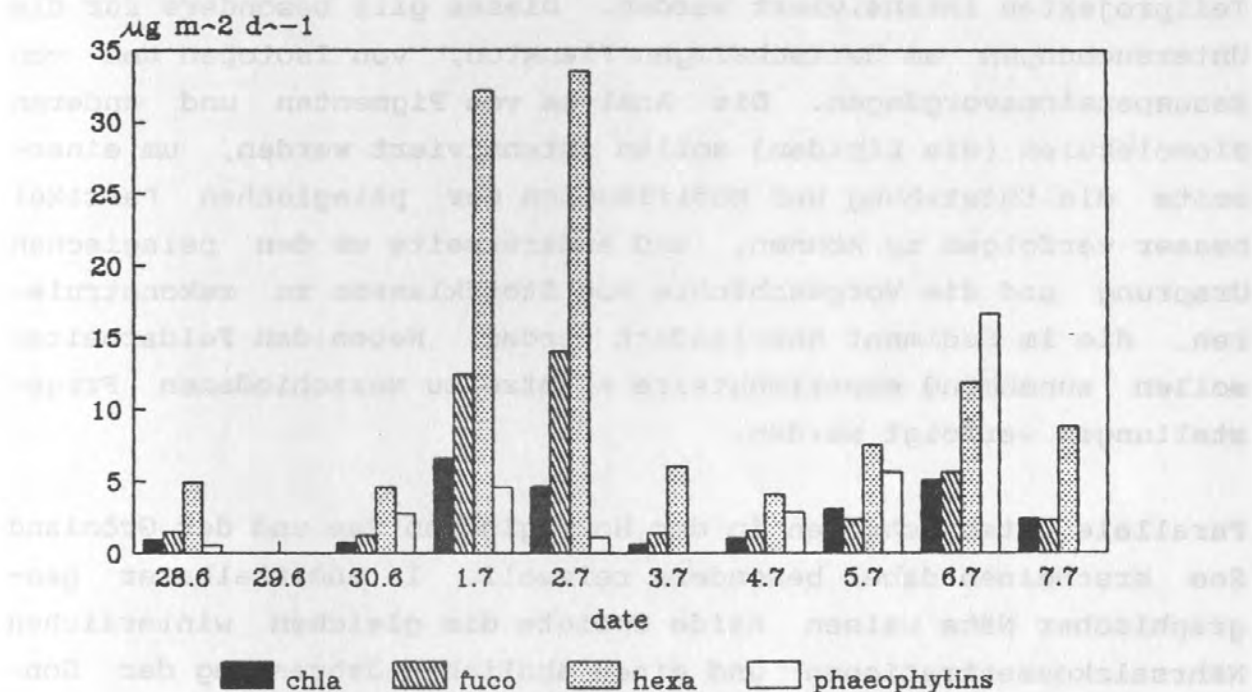
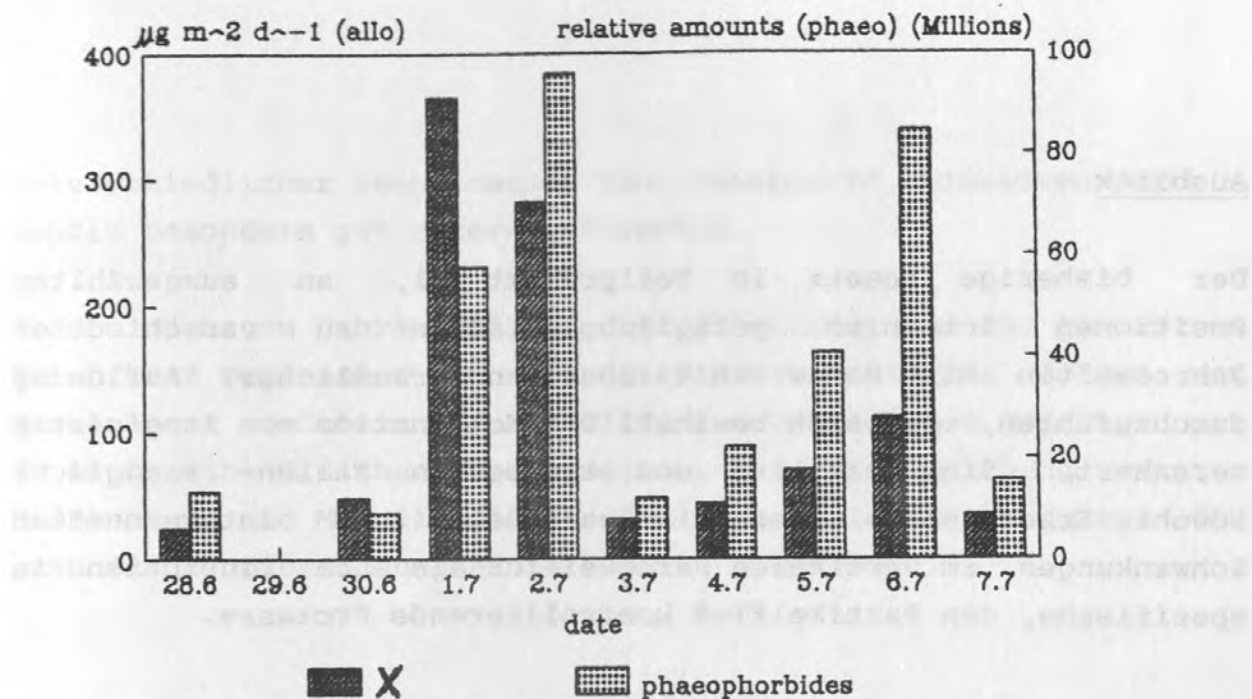


Abb.3: Tägliche Sedimentationsraten der Phytopigmente Chlorophylla (chla), Fucoxanthin (fuco), Phaeophytin, Phaeophorbid und 19'Hexanoyloxyfucoxanthin (hexa) in 100m Wassertiefe im Jan Mayen Strom (72°N;07°W; aufgenommen in treibenden Sinkstoffallen 28.06. bis 07.07.1989). X bezeichnet ein bisher nicht identifiziertes, dem Echinenon ähnliches Pigment.

Ausblick

Der bisherige Ansatz im Teilprojekt A1, an ausgewählten Positionen intensive pelagische Studien zu verschiedenen Jahreszeiten mit hoher zeitlicher und räumlicher Auflösung durchzuführen, hat sich bewährt. Die Kombination von langfristig verankerten Sinkstofffallen und treibenden Fallen ermöglicht sowohl Erkenntnisse über die saisonalen und interannuellen Schwankungen im vertikalen Partikelfluß als auch Einsichten in spezifische, den Partikelfluß kontrollierende Prozesse.

Hierauf weiter aufbauend soll die Zusammenarbeit mit anderen Teilprojekten intensiviert werden. Dieses gilt besonders für die Untersuchungen am hartschaligen Plankton, von Isotopen und von Resuspensionsvorgängen. Die Analyse von Pigmenten und anderen Biomolekülen (wie Lipiden) sollen intensiviert werden, um einerseits die Entstehung und Modifikation der pelagischen Partikel besser verfolgen zu können, und andererseits um den pelagischen Ursprung und die Vorgeschichte von Stoffklassen zu rekonstruieren, die im Sediment überliefert werden. Neben den Feldarbeiten sollen zunehmend experimentelle Ansätze zu verschiedenen Fragestellungen verfolgt werden.

Parallele Untersuchungen in der Norwegischen See und der Grönland See erscheinen dabei besonders reizvoll. In unmittelbarer geographischer Nähe weisen beide Gebiete die gleichen winterlichen Nährsalzkonzentrationen und einen ähnlichen Jahresgang der Sonneneinstrahlung auf. Durch scharfe ozeanische Gradienten getrennt unterscheiden sie sich jedoch fundamental in anderen physikalischen Rahmenbedingungen, wie in der 500m mächtigen Deckschicht von Atlantikwasser in der Norwegischen See und der permanenten oder saisonalen Eisbedeckung in der Grönland See, sowie in den winterlichen Durchmischungstiefen und der Ausbildung der saisonalen Deckschicht. Die biologische Steuerung des vertikalen Partikelflusses als Ausdruck der physiko-chemischen Rahmenbedingungen

unterschiedlicher Wassermassen kann dadurch im nördlichen Nordatlantik besonders gut untersucht werden.

In den nächsten Jahren soll angestrebt werden, aus den gewonnenen Daten auf regionaler und saisonaler Basis dominante Größen und Prozesse zu ermitteln und mit Hilfe internationaler Modellgruppen in numerische Gleichungen umzusetzen. Aus der Abweichung zwischen Beobachtung und Modellansatz werden wechselseitige Anregungen für zukünftige Untersuchungen und Modelle erwartet.

Mass occurrence of *Salpa fusiformis* in the spring of 1984 off Ireland: implications for sedimentation processes *

U.V. Bathmann

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel; Düsterbrookweg 20, D-2300 Kiel 1, Federal Republic of Germany

Abstract

Zooplankton species composition and biomass were investigated during the spring of 1984 in three areas west of Ireland. In general, biomass of the gelatinous zooplankters [*Salpa fusiformis* (Cuvier) forma gregata and solitaria, *Cymbulia* sp., *Euclio* sp.: max. 360 mg C m⁻³] exceeded that of other zooplankton namely copepods (max. 70 mg C m⁻³). Feeding by salps in the upper layers of all areas during the observed diatom spring bloom resulted in sedimentation of diatom-rich salp fecal pellets. This process ended the diatom spring bloom prior to nutrient depletion in surface waters and, thus, prior to mass sedimentation of algal cells.

NEW PRODUCTION OF PHYTOPLANKTON AND SEDIMENTATION DURING SUMMER 1985 IN THE SOUTH EASTERN WEDDELL SEA

BODO VON BODUNGEN,* EVA-MARIA NÖTHIG* and QUINGBO SU†

*Institut für Meereskunde, Düsternbrooker Weg 20, D2300 Kiel, Federal Republic of Germany;

†Shandong College of Oceanography, Qingdao, Peoples Republic of China

(Received 7 August 1987)

Abstract—1. Distribution of phytoplankton biomass was controlled by physical factors during Jan/Feb 1985 in the south eastern Weddell Sea. Microplankton mostly dominated phytoplankton biomass. Protozooplankton corresponded to 10–25% of autotroph biomass.

2. Nitrate decrease during the investigations was converted to new production of 11 and 13 gC m⁻² for coastal and oceanic waters, respectively. Total measured production was in the same range.

3. Seasonal nitrate depletion was comparable to that in many mid-latitude environments, and was equivalent to new production of 26 and 33 gC m⁻² for coastal and oceanic waters.

4. It is suggested that new production is high during brief periods, when biomass accumulation is enhanced by transient reduction of vertical mixing.

5. Sedimentation of organic matter amounted to 2.4 gC m⁻² for the investigation period and was dominated by zooplankton faeces.

6. Trap collections probably underestimated vertical flux.

7. Sampling strategies in relation to time-space scales of pelagic processes are discussed.

VERTEILUNG PLANKTISCHER FORAMINIFEREN IN OBERFLÄCHENWÄSSERN DER FRAMSTRASSE, NORDATLANTIK.

Diplomarbeit (Teil B)

am Fachbereich Geowissenschaften

Universität Bremen

vorgelegt von Jörn Carstens

Februar 1988

1. KURZFASSUNG

Planktische Foraminiferen aus Netzfängen ($>63\mu\text{m}$) aus den oberen 200m der Wassersäule wurden an 12 Stationen in 5 Tiefenintervallen an zwei Profilschnitten auf 78° und 80° N in der Framstraße (Norwegisch-Grönländische See) untersucht.

Die absoluten Konzentrationen planktischer Foraminiferen liegen im eisfreien Teil mit 650 Ind./m^3 ($>63\mu\text{m}$) zwischen 5 und 22 mal höher als in vergleichbaren Gebieten, im eisbedeckten Gebiet mit 30 Ind./m^3 ($>63\mu\text{m}$) ähnlich wie in vergleichbaren Regionen. Am Übergang von eisfreiem zu eisbedecktem Gebiet konnte eine starke Abnahme in der Foraminiferenkonzentration um den Faktor 20 festgestellt werden, ohne daß wesentliche Änderungen der Artengesellschaft auftreten. Lediglich eine im eisbedeckten Gebiet weit von der Eisgrenze entfernte Station zeigt eine typisch polare Fauna. Dieses Verteilungsmuster wird auf das Strömungssystem in der Framstraße zurückgeführt. Die Abnahme der Foraminiferenkonzentration an der Eisgrenze ist auf dem 78° N-Profil schärfer ausgeprägt als auf 80° N, hier ist auch die absolute Häufigkeit höher als auf 80° N. Beide Phänomene werden durch einsetzende Reproduktion vor der Eisgrenze auf 78° N verursacht.

Neogloboquadrina pachyderma dominiert in allen Proben mit einem Anteil von 61%. *Globigerina quinqueloba* weist hier einen Faunenanteil von 36% auf, andere subpolare Arten erreichen nur 3% der Gesamtf fauna. Unter Berücksichtigung des Korngrößeneffekts ergibt sich eine älteren Literaturangaben entsprechende Zusammensetzung. Die Untersuchungen der Schalenmerkmale zeigen für *Neogloboquadrina pachyderma*, daß die Kalzitkruste ausschließlich auf Reproduktion zurückgeführt werden kann, da eine Zunahme von Kalzitkruste tragenden Individuen mit abnehmender Wassertemperatur nicht beobachtet werden konnte. Ebenso ist keine deutliche Veränderung der Population vom eisfreien zum eisbedeckten Gebiet festzustellen. *Globigerina quinqueloba* zeigt im Übergang zum eisbedeckten Gebiet eine Zunahme im Totanteil sowie eine Abnahme reproduzierender Individuen.

Reaktionen natürlicher Phytoplanktonpopulationen
auf Licht - und Nährsalzänderungen
in Tankexperimenten

D i p l o m a r b e i t

vorgelegt von

Torsten Gloe

Kiel, Februar 1988

V. Zusammenfassung

In insgesamt drei Experimenten wurden sechs 1 m² Tanks mit Wasser aus dem Seegebiet "Vøring Plateau" (Tank 1-5) und "Boknis Eck" (Tank 6) gefüllt und zwischen 7 und 21 Tagen inkubiert. Im Tankexperiment I (26.5.1986 bis 7.6.1986) wurden drei Tanks (1-3) mit Oberflächenwasser gefüllt und verglichen, wie die Planktonpopulationen auf verschiedene Nährsalzzugaben und Verminderungen der Lichtintensitäten reagierten. Im Tankexperiment II (24.6.1986 bis 1.7.1986) wurde je ein Tank mit Tiefenwasser (Tank 4) und Oberflächenwasser (Tank 5) gefüllt und bei Oberflächenlichtintensitäten inkubiert. Tankexperiment III (25.8. bis 16.9.1986) bestand aus einem mit Oberflächenwasser gefülltem Tank (Tank 6), in dem untersucht wurde, wie eine Population während regenerierter Produktion auf neue Nährsalze reagierten.

In dieser Arbeit zeigte sich, daß Planktonorganismen nicht nur hinsichtlich ihrer Teilungsaktivität sondern auch mit verändertem Produktionsverhalten auf ihre physikalisch chemische Umwelt reagierten.

Eine Bilanzierung der verschiedenen Stickstoffkomponenten ließ vermuten, daß während des Tankexperiments I ein erheblicher Teil der Primärproduktion (bis zu ca. 60%) als gelöste organische Stickstoff- und Kohlenstoffverbindungen wieder ins Wasser ausgeschieden werden. Ein Vergleich der Mengen an aufgenommenen Phosphornährsalzen mit der Biomasseerhöhung ergab eine ausgeglichene Bilanz. Von den zugegebenen anorganischen Stickstoff- und Phosphornährsalzen wurde fast ausschließlich Phosphor aufgenommen, so daß sich eine Phosphorlimitierung der Phytoplanktonorganismen in diesem Experiment nicht ausschließen ließ.

Im Tankexperiment II hingegen wurde fast der gesamte aufgenommene Stickstoff und Phosphor in der partikulären Biomasse wiedergefunden. Eine Exsudation von gelösten organischen Verbindungen konnte hier nicht gezeigt werden.

Im Gegensatz zu den beiden anderen Experimenten zeigte ein Vergleich der Mengen der aufgenommenen Nährsalze mit den Biomassezunahmen, daß erheblich mehr Biomasse aufgebaut werden konnte, als nach der Nährsalzabnahme zu erwarten war. Es wurde angenommen, daß gelöste organische Verbindungen entweder direkt von den Phytoplanktonorganismen oder durch Remineralisation zu anorganischen Nährsalzen wieder in die partikuläre Biomasse überführt werden.

Die Planktonpopulationen wurden im Experiment I von den Diatomeen beherrscht, im Experiment II dominierten Diatomeen und Dinoflagellaten zu gleichen Teilen, während im Experiment III die Dinoflagellaten eindeutig dominierten.

Eine Betrachtung der Populationsänderungen aufgrund von Nährsalzzugaben und Änderungen der Lichtintensitäten ergab, daß Coccolithophoriden bei relativ wenig Licht und geringen Nährsalzkonzentrationen anderen Phytoplanktonorganismen einen Wachstumsvorteil haben. Bei ausreichenden Lichtmengen und Zugaben von Nährsalzen reagierten vor allem die Diatomeen mit erhöhten Teilungsaktivitäten. Dinoflagellaten nahmen eine intermediäre Stellung ein.

Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton

On the Significance of Lipids in Antarctic Zooplankton

Wilhelm Hagen

Ber. Polarforsch. 49 (1988)
ISSN 0176-5027

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Lipidgehalt und -zusammensetzung des antarktischen Zooplanktons im Hinblick auf ökologische Fragestellungen und biochemische Anpassungsmechanismen. Die vorwiegend aus dem Epipelagial stammenden Planktonproben wurden im Verlauf von zwei Antarktis-Expeditionen mit PFS *Polarstern* gesammelt. Die erste Expedition fand im Südfrühling (23.10.-10.11.83) im Bereich der Antarktischen Halbinsel (Subantarktis) statt, die zweite Expedition führte im Südsommer (6.1.-28.3.85) nach kurzem Aufenthalt an der Antarktischen Halbinsel in das südliche Weddellmeer (Hochantarktis). Die Planktonproben wurden nach Arten und zum Teil nach Stadien getrennt, vermessen und bei -80°C schockgefroren. Insgesamt wurden 39 Zooplankton- und 3 Fischarten mit 72 Stadien analysiert, viele davon zum ersten Mal. Nach Bestimmung des Feucht- und des Trockengewichts wurden ca. 500 Proben auf ihren Lipidgehalt und von diesen ca. 400 Proben auf die Lipidzusammensetzung (Lipidklassen) untersucht. Der Schwerpunkt der Untersuchungen lag dabei auf den Copepoden und Euphausiaceen.

Copepoden: Es wurden sechs Arten verschiedener trophischer Stufen untersucht. Bei der herbivoren Art *Calanus propinquus* und der carnivoren Art *Euchaeta antarctica* konnte im Verlauf der Copepodit-Entwicklung bei verschiedenen Stadien eine deutliche Erhöhung des Lipidgehalts festgestellt werden, Tendenzen einer ontogenetischen Lipidanreicherung zeigen auch die untersuchten Stadien von *Rhincalanus gigas*. Nach sehr hohen Werten im C5-Stadium verringert sich der Lipidgehalt der Weibchen von *C. propinquus*, *R. gigas* und *E. antarctica* - vermutlich aufgrund der Gonadenentwicklung, steigt dann jedoch z. T. wieder deutlich an. Die Copepodite und Adulten nutzen die intensive Primärproduktion im Frühling und Sommer zur Anreicherung großer Lipidvorräte. Dies erfolgt zumindest bei *Calanoides acutus* (Frühling) und *Calanus propinquus* (Jan.-Feb.) zeitlich gestaffelt. Die Lipidspeicher verleihen den Tieren Auftrieb und dienen als Energiereserve, vermutlich für die Überwinterung und die Produktion der Nachkommenschaft im nächsten Frühjahr. Während vier Arten diese Lipide in Form von Wachsestern anreichern, speichern *Calanus propinquus* und *Euchirella rostromagna* vorwiegend Triglyceride. Die ökologische Relevanz dieser erstmals bei Copepoden aus Polargebieten festgestellten Triglycerid-Anreicherung ist unbekannt.

Euphausiaceen: Die Veränderungen im Lipidgehalt während der Larvalentwicklung verlaufen bei *Euphausia superba* und *Euphausia crystallorophias* (und vermutlich auch *Thysanoessa macrura*) ähnlich. Bis zum ersten Calyptopis-Stadium zehren die Larven ihre Dottervorräte weitgehend auf. Wenn sie in diesem ersten Freßstadium jedoch ausreichend Nahrung finden, erhöht sich ihr Lipidgehalt im Verlauf der weiteren Entwicklung schnell. Neben der ontogenetischen Lipidanreicherung gibt es bei den drei Arten deutliche Hinweise auf eine saisonale Lipidakkumulation, die im Zusammenhang mit Literaturdaten diskutiert wird. Hier zeichnen sich zwei unterschiedliche "Strategien" ab: *E. crystallorophias* und *Th. macrura* speichern in großen Mengen Wachsester und Phospholipide (Phosphatidylcholin) und sind im Winter vermutlich auf diese Lipidreserven angewiesen, die auch die Gonadenentwicklung ermöglichen (Laichzeit im Frühjahr). Dagegen speichert *E. superba* neben Phospholipiden vor allem Triglyceride, diese Art ernährt sich jedoch nach neueren Unter-Eis-Beobachtungen im Winter von Eisalgen und ist daher von Lipidreserven weniger abhängig.

Amphipoden, Mysidaceen, Decapoden-Larven: Die carnivoren Amphipoden sind in der Regel reich an Lipiden, vorwiegend Triglyceriden (Ausnahme: *Primno macropa*). Es wird vermutet, daß diese Speicher vor allem zur Überbrückung von Nahrungsengpässen dienen. Neben dem Ernährungszustand mag sich auch die Gonadenbildung bzw. Eiablage auf den Lipidgehalt auswirken. Besonders bei der Mysidaceenart *Antarctomysis ohlini* speichern die Weibchen mit großer Bruttasche erhebliche Mengen

Triglyceride und Wachsester. Dagegen sind die Decapoden-Larven von *Acantheephyra pelagica* (im Gegensatz zu den hier nicht untersuchten adulten Tieren) sehr lipidarm. Während der intensiven larvalen Wachstumsphase bestehen ihre Lipide hauptsächlich aus Phospholipiden und Cholesterin.

Coelenteraten und Salpen: Das gelatinöse Zooplankton ist in der Regel lipidarm. Nur die Ctenophoren haben höhere Lipidgehalte und Wachsester-Anteile, im Vergleich zu vielen Crustaceen sind diese jedoch gering.

Gastropoden, Cephalopoden: Die Lamellariidae-Larven (Prosobranchia) haben nur geringe Lipidgehalte, ihre Lipide bestehen jedoch hauptsächlich aus Triglyceriden. Die Lipidwerte der herbivoren Flügelschnecken *Clio pyramidata* und *Limacina helicina* sind recht variabel, eine Lipidanreicherung ist während der kurzen Sommerzeit nicht nachzuweisen. Die höchsten Lipidgehalte weist *Clione limacina* auf, die sich ausschließlich von *L. helicina* ernährt und ein Fehlen dieser Nährtiere mit Hilfe ihrer Lipidreserven längerfristig überbrücken kann. Triglyceride sind bei diesen drei Pteropoden-Arten die klar dominierenden Speicherlipide. Sie werden auch von Jungtieren des pelagischen Cephalopoden *Galiteuthis glacialis* angereichert, dessen geringe Lipidgehalte und hohe Phospholipid-Anteile vermutlich das frühe Entwicklungsstadium der untersuchten Individuen widerspiegeln.

Polychaeten, Chaetognathen: Diese carnivoren Planktonorganismen sind nicht sehr lipidreich. Die Lipide bestehen zum größten Teil aus Phospholipiden und Cholesterin, nur *Eukrohnia hamata* weicht durch höhere Triglycerid- und Wachsester-Anteile von dem Lipidmuster der anderen Arten ab und nutzt die Lipide vermutlich als Energie-reserve.

Fische: Während die jungen Postlarven von *Notothenia larseni* ein typisch larvales Lipidmuster mit geringen Lipidgehalten und hohen Phospholipid-Anteilen aufweisen, haben die ein Jahr älteren *Trematomus eulepidotus* größere Lipidmengen angereichert, hauptsächlich in Form von Triglyceriden. Für *Pleuragramma antarcticum* wird die ontogenetische Veränderung des Lipidmusters anhand der ersten drei Altersklassen nachgewiesen. Die frühen Postlarven (AK 0) haben nur geringe Lipidgehalte und hohe Phospholipid-Anteile ähnlich den *N. larseni*-Postlarven. Im Verlauf des ersten und zweiten Jahres akkumulieren sie jedoch große Lipidmengen, die hauptsächlich als Triglyceride, u.a. in Lipidsäcken, gespeichert werden. Bei den dreijährigen Tieren stabilisiert sich der Lipidgehalt auf einem hohen Niveau und ändert sich vermutlich auch bei den größeren Tieren nur noch wenig. Für *Pleuragramma* sind die Lipide neben ihrer Funktion als Energiereserve vor allem zur Dichtereduktion wichtig, da diesen pelagischen Fischen eine Schwimmblase fehlt.

Insgesamt ergibt sich ein recht differenziertes Bild bezüglich der Bedeutung der Lipide für die verschiedenen Planktonarten, sowohl unter saisonalen als auch unter ontogenetischen Aspekten. Die Vorstellung vom generellen Lipidreichtum des Antarktis-Planktons kann für das gelatinöse Zooplankton, die Polychaeten und die Chaetognathen nicht bestätigt werden. Dagegen nutzen vor allem die Crustaceen, die dominierende Komponente des antarktischen Zooplanktons, die Vorzüge der Lipide als Energiespeicher und Auftriebskörper. Mit Hilfe der Lipide gelingt es besonders dem herbivoren Zooplankton, die ausgeprägte Saisonalität des Phytoplanktonwachstums im antarktischen Ökosystem abzuf puffern. Die Energie der sommerlichen Primärproduktion wird also langfristig im Pelagial konserviert und steht vielen Planktonarten im Winter als körpereigener Lipidvorrat bzw. über die Nahrungskette zur Verfügung.

**Lipid Biochemistry of Antarctic Zooplankton:
Overwintering Strategies and Trophic Relationships**

W. Hagen^{1,2} and E.S. Van Vleet²

¹Institut für Polarökologie

Kiel University

Olshausenstr. 40-60

D-2300 Kiel, F.R.G.

²University of South Florida

Department of Marine Science

140 Seventh Avenue South

St. Petersburg, Florida 33701

Lipids are the major energy store for many marine animals in polar regions, classic examples being the whales, seals and penguins.

Previous biochemical studies on polar plankton organisms have been focussing on lipids to elucidate the significance of these compounds in relation to the marked seasonality of the polar light and ice regime. Due to the absence of light, phytoplankton is absent during the wintertime, and one major question concerning the functioning of the marine Antarctic ecosystem is, how the zooplankton, especially the herbivorous species (krill, copepods, etc.), survive during this extended period of food scarcity. There are a number of hypotheses suggesting different overwintering strategies, one of which is the use of high energy compounds such as lipids during starvation periods.

Previous investigations on the lipid biochemistry of Antarctic plankton communities have been carried out for the first time by Reinhardt and Van Vleet (1986a,b) and Hagen (1988) on spring and summer samples from the Antarctic Peninsula and the Southern Weddell Sea. Results show high accumulation of lipid stores in many plankton organisms, particularly in crustaceans and fish. However, due to severe

ice and weather conditions, very few lipid data are available from plankton organisms collected during the Antarctic winter (Littlepage 1964). Thus the presumably seasonal patterns of lipid accumulation and storage still lack adequate data support.

In 1986 the Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research in Bremerhaven, F.R.G. planned an Antarctic winter expedition with PRV "POLARSTERN" which offered the unique opportunity to collect winter samples of plankton and fish species. Thus, a cooperative American-German project was started which was supported by the National Science Foundation (Grant DPP-8614029) and the German Polar Research Institutes in Bremerhaven and Kiel, F.R.G. For lipid analyses, about 200 samples were collected by N. Mumm, Kiel on the first leg (5/6-6/27/86, Antarctic Peninsula) and on the second leg (6/27-9/26/86, Weddell Sea, max. 70°S) and about 1200 samples by E. Mizdalski and W. Hagen on the third leg (9/28-12/15/86, Weddell Sea, max. 77°S). During this leg, some starvation experiments have also been carried out. With about 50 zooplankton and fish species these samples comprise the major biomass species in Antarctic plankton (Table 1). All specimens were identified to species level, staged, measured and stored at -80°C. The samples were shipped to Kiel, F.R.G. and then to St. Petersburg, Florida, where the lipid analyses are now being carried out at the Department of Marine Science, University of South Florida.

Main objectives of the study are to compare summer and winter lipid data (total lipid content, lipid class composition, fatty acid composition of different lipid fractions) in order to (1) investigate seasonal patterns of lipid accumulation, and (2) investigate the depletion of storage lipids (wax ester, triacylglycerol,

phosphatidylcholine) during winter. This depletion may be more pronounced in herbivorous than in carnivorous species. Previous studies also indicate different overwintering strategies in different species, e.g., the importance of storage lipids in gelatinous zooplankton seems to be small. The fatty acid spectra will be analyzed to help elucidate trophic relationships via "biomarker lipids" (Reinhardt and Van Vleet 1986a,b). Seasonal changes in the fatty acid spectra might also indicate a diet change due to the absence of some food organisms during part of the year, e.g., phytoplankton. A higher degree of unsaturation in phospholipids might indicate an adaptation to the extremely low water temperatures (min. -2°C) since higher unsaturation of membrane lipids is believed to sustain the fluidity and thus the functioning of the biomembranes.

Hence, these lipid data will fill a major gap concerning our knowledge about the importance of these high energy compounds and their ecological impact in the Antarctic plankton. The results are expected to elucidate biochemical adaptations that enable the zooplankton to survive the Antarctic winter.

References

- Hagen, W. 1988. Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. (On the Significance of Lipids in Antarctic Zooplankton). Rep. on Polar Research (in press).
- Littlepage, J. 1964. Seasonal variation in lipid content of two Antarctic marine Crustacea. In: Biologique Antarctique (R. Carrick, M.W. Holdgate and J. Prevost, eds.), pp. 463-470. Hermann, Paris.

Reinhardt, S.B., and E.S. Van Vleet. 1986a. Lipid composition of

twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish.

Mar. Biol., 91, 149-159.

Reinhardt, S.B., and E.S. Van Vleet. 1986b. Hydrocarbons of Antarctic

Midwater Organisms. Polar Biol., 6, 47-51.

Table 1. List of species collected during the "POLARSTERN" winter expedition at the Antarctic Peninsula and in the Weddell Sea. Samples are separated into various developmental stages (e.g., eggs, copepodites, furciliae, postlarvae, juveniles, females, males).

COPEPODA

Calanus propinquus
Calanoides acutus
Rhincalanus gigas
Metridia gerlachei
Euchaeta antarctica, sp.
Euchirella rostromagna
Ctenocalanus sp.
Candacia sp.
Haloptilus ocellatus
Haloptilus oxycephalus
Metridia curticauda
Oncaea sp.

EUPHAUSIACEA

Euphausia superba
Euphausia crystallorophias
Thysanoessa macrura

AMPHIPODA

Orchomene sp. (rossi)
Orchomenella plebs
Eusirus propeperdentatus
Hyperietta sp. (macronyx, dilatata)
Hyperia macrocephala
Hyperoche sp.
Primno macropa, sp.
Vibilia sp. (propinqua)
Cylopus lucasii, sp.
Uristes murrayi
Waldeckia obesa

ISOPODA

Natatolana albinota
Natatolana obtusata

MYSIDACEA

Antarctomysis sp. (ohlini, maxima)

COELENTERATA

Calyropsis borchgrevinkii
Diphyes antarctica
Pyrostephos vanhoeffeni
Ctenophora indet.

GASTROPODA

Lamellariidae (Echinospira-larvae)
Limacina helicina
Clione limacina
Clio pyramidata

CEPHALOPODA

Galiteuthis glacialis

POLYCHAETA

Vanadis antarctica, sp.
Tomopteris carpenteri, sp.

CHAETOGNATHA

Sagitta gazellae
Sagitta marri
Eukrohnia hamata

TUNICATA

Salpa thompsoni

PISCES

Pleuragramma antarcticum
Notolepis coatsi

PHYTOPLANKTON

various samples (in situ, experiments)

RAPID RESPONSE PAPER

Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea

SUSUMU HONJO,* STEVEN J. MANGANINI* and GEROLD WEFER†

(Received 30 October 1987; in revised form 4 March 1988; accepted 11 March 1988)

Abstract—Monthly samples were collected by a sediment trap deployed for one year at 473 m above the sea floor in water 2123 m deep at a station located at 75°N, 11°E, southwest of Spitsbergen. This station was positioned at the northernmost extension of the Norwegian Current and was not covered by sea ice throughout the year of the experiment. The annual particle flux was 28.3 g m^{-2} , of which 49% was biogenic and 51% was lithogenic particles. The annual fluxes of organic carbon, calcium carbonate, and biogenic opal were 2.9, 6.6 and 2.0 g m^{-2} , respectively. Biogenic particles settling in the northern Norwegian Sea are dominated by carbonate, not opal. There were three distinct seasonality phases in sedimentation: phase 1, May to July was a period of relatively small flux, reflecting the spring bloom material in the surface layer; phase 2, August to November, showed the largest flux of carbon and other biogenic particles; and phase 3, December to May, was a period of outburst of lithogenic particle sedimentation which peaked during mid-January to mid-February. We assume that this outburst is related to cold deep water generated on the Barents Sea shelf and flowing southwestward through the Storfjord Trough into the Norwegian Sea.

SEDIMENT TRAP STUDIES IN THE NORDIC COUNTRIES

1

Proceedings of the workshop

*"Use of sediment traps for studies of
vertical flux of particulate matter
in the sea"*

*Tvärminne Zoological Station
Hanko, Finland
24-28 February 1988*

Edited by:

Paul Wassmann & Anna-Stiina Heiskanen

SEASONALITY OF PLANKTONIC DEVELOPMENT AND SEDIMENTATION

By

Rolf Peinert

Institut für Meereskunde

Universität Kiel, FRG

INTRODUCTION

In temperate to polar regions, the physical environment exhibits a seasonality in terms of incident radiation energy and kinetic energy (turbulence) that provides nutrient reserves, controls water column stratification and selects the dominant autotrophs (Margalef, 1978). Within this setting, the wide range of regional and seasonal variation in quantity and composition of sedimenting matter is a function of the pelagic system structure. The categories of new and regenerated production provide a general concept (Eppley & Peterson, 1979), with high sedimentation rates (losses) characterising systems dominated by new production, whereas lower vertical fluxes indicate regenerating type systems.

Sinking particles are formed by many different types of biological processes in the water columns. They can be divided into chains of processes that retain biogenic matter in suspension ("retention chains") and others that accelerate losses via sedimentation ("export chains", Peinert, 1985). Rapid sinking of matter produced in the euphotic zone indicates that large particles contribute a major portion of sedimenting material and packaging of small particles into larger transport vehicles, thus takes place. Examining the origin and the seasonal and regional conditions of production and fate of larger particulates hence is of particular interest.

Untersuchungen zum Inhalt von Kotballen

neritischer und ozeanischer Copepoden

Diplomarbeit

von

Maren Voß

vorgelegt im Februar 1988



5. Zusammenfassung

Durch in situ-Daten von Zooplankton und Kotballen und parallel dazu durchgeführten Freßexperimenten wurden die Freßmodi von 3 Copepodenarten, die Kotballenbildung, sowie der Verbleib und Inhalt von Kotballen in der Wassersäule verfolgt. Die Untersuchungen wurden vor Norwegen im Rahmen des SFB 313 und in der Kieler Bucht im Sommer 1986 mit einer Vierergruppe von Diplomanden durchgeführt. Für die in situ Probennahme der in situ Kotballen wurden 30l-Wasserschöpfer und Sinkstofffallen eingesetzt. Die Experimente wurden mit Copepoden, die nach Gattungen getrennt worden waren, in speziellen Kotballensammlern durchgeführt. Die 3 Copepodengruppen fraßen das jeweilige Phytoplankton in ungefähr der angebotenen Artenzusammensetzung. Dabei zeigten sich leichte Unterschiede im Freßverhalten:

C. finmarchicus war ein reiner Filtrierer, der die $\leq 10\mu\text{m}$ -Fraktion aufgrund der Ausbildung seiner 2. Maxille nicht quantitativ fressen kann.

Centropages hamatus war ebenso ein reiner Filtrierer, der jedoch auch kleinste Partikel aufnehmen kann.

Acartia spec. konnte neben der Filtration auch Organismen $\geq 50\mu\text{m}$ durch greifende Bewegungen mit der 1. Maxille und den Maxillipeden verstärkt aufnehmen.

Es wird vermutet, daß diese graduellen Unterschiede von Arten, die z.T. nebebeinander vorkommen, zu einem gleichmäßigen Ferßdruck auf alle Nahrungsorganismen führen. Gleichzeitig scheinen die Copepoden sich bei ihrer Ernährung auf bestimmte Partikelgrößen spezialisieren zu können. Trotzdem konnten Kotballen bestimmter Größe und mit einem bestimmten Spektrum an Phytoplanktonarten keiner Copepodenart mit Sicherheit zugeordnet werden.

Da die Copepoden das Nahrungsangebot in der vorliegenden prozentualen Zusammensetzung aufnahmen, führte wahrscheinlich der große Anteil athekater Dinoflagellaten in der Nahrung im Juli und August 1986 zu spezifisch leichteren Kotballen als denen, die z.B. mit Prorocentrum minimum Schalen gefüllt waren. Diese Tatsache wurde unter dem Rasterelektronenmikroskop (REM) durch den unterschiedlichen Füllungsgrad der Kotballen deutlich, da von weichschaligen Formen offenbar nur leicht zusammenfallende und lösliche Bestandteile nach der Verdauung zurückblieben. Die Anzahl der Kotballen in der Wassersäule und deren Sedimentation ließen eine geringe Produktion und/oder einen raschen Abbau oder eine Zerkleinerung des Faeces im Juli und August vermuten. Dies würde eine rasche Nährsalzrückführung durch bakteriellen Abbau der Kotballen in der Wassersäule ermöglichen. Im September waren experimentell gesammelte und sedimentierte Kotballen prall mit Dinoflagellaten-Schalen gefüllt. Daher war die Sinkrate im Vergleich zu den Vormonaten wesentlich erhöht.

D i p l o m a r b e i t

vorgelegt von

Sabine Wille

Kiel, März 1988

5. ZUSAMMENFASSUNG

In insgesamt 6 Ausfahrten vom 24.6. - 31.7. 1987 wurden in der Kieler Bucht Zooplankton- und Phytoplanktonfänge durchgeführt. Copepoden wurden aussortiert und in 2 l - Vierkantflaschen gehältert, um Kotballen zu produzieren. Als Futter diente zum Einen natürliches Phytoplankton und zum Anderen Phytoplankton aus Kulturen.

Die so produzierten Kotballen wurden in Petrischalen der mikrobiellen Besiedlung ausgesetzt. Dies geschah in Zeitreihen bis zu 25 Tagen bei 3 Temperaturen (5, 10 und 20 °C). Der Zerfall der Kotballen wurde visuell mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) beobachtet. Die Bakteriengesamtzahlen mit zunehmendem Alter der Kotballen wurden über Zählungen mit dem Epifluoreszenzmikroskop ermittelt.

Es zeigte sich, daß der Zerfall der Kotballen temperaturabhängig war, so waren Kotballen bei 20 °C nach etwa 7 Tagen zerfallen, bei 10 °C nach etwa 14 Tagen und bei 5 °C nach etwa 25 Tagen.

Die REM - Betrachtung ergab, daß Bakterien an der Kotballenoberfläche angeheftet waren. Die peritrophe Membran der Kotballen wurde mit zunehmenden Alter von Bakterien abgebaut. Schließlich war der Zusammenhalt der Kotballen nicht mehr gegeben; sie zerfielen.

Anhand der Epifluoreszenzmikroskopie zeigte sich, daß die Bakteriengesamtzahl mit zunehmenden Alter der Kotballen stark abnahm, je nach Temperatur über einen kürzeren oder längeren Zeitraum. Es wird vermutet, daß sich mit der Zeit auf den Kotballen die Nahrungsqualität und -quantität für die Mikroorganismen so veränderte, daß sich die meisten Bakterien vom Kotballen ablösten, da die leicht abbaubaren Substanzen sehr schnell genutzt werden. Danach können wahrscheinlich nur noch wenige Spezialisten die refraktären Substanzen abbauen.

Ein Vergleich der Bakterienzahl, die an der Oberfläche der Kotballen angeheftet waren, mit der durchschnittlichen Gesamtbakterienzahl ergab, daß sich der größte Teil der Bakterien im Innern der Kotballen befanden. Das würde bedeuten, daß der Abbau eher vom Innern der Kotballen ausgeht, als von der Kotballenoberfläche.

Aus diesen Versuchen ergeben sich Konsequenzen zum Verständnis des Kotballenabbaus in der Wassersäule. Wenn Kotballen im Sommer bis zu einer Woche in den oberen Wasserschichten verbleiben, dann können die in ihnen enthaltenen Nährstoffe größtenteils von den Mikroorganismen freigesetzt werden und dem Kreislauf wieder zugeführt werden. Das Schicksal von Kotballen hängt unter anderem von der Temperatur, dem Nahrungsangebot für die Copepoden und der Bakterienpopulation in der Wassersäule ab.

Partikelsedimentation im Europäischen Nordmeer: Biologische Steuerung

Ulrich Bathmann

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
2850 Bremerhaven

Bodo von Bodungen

Sonderforschungsbereich 313, Universität Kiel
2300 Kiel

Die Ergebnisse von Jahresverankerungen auf dem Voeringplateau (östliche Norwegische See) zwischen 1986 und 1988 werden mit den Befunden aus Kurzzeiteinsätzen (14 Tage) mit driftenden Fallen aus dem gleichen Gebiet zu verschiedenen Jahreszeiten verglichen. Die Jahresverankerungen erbrachten regelmäßig wiederkehrende Sedimentationssignale, die sich durch geringe Raten im Frühjahr und maximale Fluxraten im Sommer und Herbst auszeichnen. Zwischen den Jahren variiert die absolute Höhe dieser Raten jedoch beträchtlich. So steht einer jährlichen Sedimentation von Trockensubstanz in 500 m Wassertiefe von $25,82 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ zwischen Juni 1986 und Juni 1987 eine Sedimentation von $37,23 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in den Jahren 1987 bis 1988 gegenüber. Erklärungen für dieses Phänomen liefert die detaillierte mikroskopische Analyse der Sinkstoffe, die hohe vertikale Flüsse von einzelligen Heterotrophen im Jahr 1986 erbrachte, die 1987 nicht erreicht wurden.

Auffällig sind die niedrigen Sedimentationsraten während der Frühjahre 1986-88. Die Kurzzeitstudien der pelagischen Prozesse dieser Jahreszeit ergaben, daß vor Beginn der Wachstumsperiode des Phytoplanktons bereits Copepoden aus den tiefen Überwinterungsstrata der Wassersäule an die Oberfläche gewandert waren und vermutlich durch ihre Fraßaktivitäten den Aufbau einer klassischen Frühjahrsblüte mit Diatomeen verhinderten. Erst das Abwandern eines Teils der Copepodenpopulation zur erneuten Winterruhe schon im Juni führte zu Instabilitäten im pelagischen Nahrungsgefüge, die sich in hohen Sedimentationsraten niederschlugen (Abb. 1).

Während der nächsten vier bis sechs Wochen dominierten Protozooplankter und Mikrophytoplankter die biologischen Prozesse im Pelagial. Sukzessive Sedimentation von Arten aus diesen Gruppen deutet auf Verschiebungen auch in diesem Nahrungsgefüge hin.

22. Jahrestagung

**THE RADIOECOLOGY OF
NATURAL AND ARTIFICIAL
RADIONUCLIDES**

**Proceedings of the XVth Regional Congress of IRPA
Visby, Gotland, Sweden, 10-14 September, 1989**

Edited by W. Feldt

Nordiska Sällskapet för Strålskydd

Fachverband für Strahlenschutz e. V.

**CHERNOBYL DERIVED RADIOCESIUM IN THE NORWEGIAN SEA: FLUX BETWEEN WATER
COLUMN AND SEDIMENT**

M. Baumann, M. Segl, G. Wefer,

Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 2800 Bremen 33, F.R.G.

B. von Bodungen

Institut für Meereskunde, 2300 Kiel 1, F.R.G.

Abstract

Three short-term and one long-term time series traps were installed off the central Norwegian coast from summer 1986 to spring 1987.

The comparison of Radiocesium contents of trap and surface sediment samples showed that Radiocesium was already incorporated in the sediment shortly after the accident at Chernobyl. The sinking velocity was calculated to be at least 60 metres per day. It is possible to quantitatively relate the seasonal Radiocesium flux in the water column to the increase in Radiocesium activity in the surface sediment at the trap site.

Aus dem Institut für Meereskunde
an der Universität Kiel

PELAGISCHE PRIMÄRPRODUKTION UND VERTIKALER PARTIKELFLUSS IM OZEAN

Methodische und konzeptuelle Aspekte

Als Habilitationsschrift

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Bodo v. Bodungen

Kiel

Im Frühjahr 1989

7. ZUSAMMENFASSENDE SCHLUSSBEMERKUNGEN

In dieser Arbeit habe ich einen Bogen von der primären Entstehung der Partikel, über ihre Modifikation, ihre Sedimentation bis zu ihrem Erreichen des Meeresbodens gespannt. Diese Prozeßkette ist eine wichtige Komponente im globalen Kreislauf des Kohlenstoffes. Das qualitative Verständnis und die quantitative Erfassung dieser Prozesse ist eine Voraussetzung für die Beurteilung der Kohlendioxydaufnahme des Ozeanes in der Vergangenheit, in der Gegenwart und in der Zukunft.

Innerhalb der physiko-chemischen Rahmenbedingungen spielen sich die biologischen Prozesse im Pelagial des Ozeans im Verlaufe eines Jahres in episodischen und sporadischen Pulsen ab. "Steady state" Bedingungen für eine jeweilige Region des Ozeanes können nur über einen Zeitraum von länger als einem Jahr angenommen werden (Smetacek 1985a; Goldman 1988; Platt et al. 1989). Die methodischen Ansätze zur Bestimmung der Primärproduktion und des vertikalen Partikelflusses reichen von Messungen einzelner Prozesse im Stunden- und Milliliterbereich bis zu Verfahren, deren Ergebnisse die kumulative Wirkung vieler Prozesse über Jahre und Kubikkilometer umfassen. Klein- und großskalige Methoden werden somit in ihren Ergebnissen in unterschiedlichstem Maße von kurzfristigen Abweichungen vom "steady state" beeinflusst. Ich habe daher den Weg gewählt, den Stand des Wissens und angebliche Widersprüche anhand verschiedener Methoden und ihrer Interpretationsmöglichkeiten darzustellen.

Ich habe dargelegt, daß die Begriffe, die in den Untersuchungen von Primärproduktion und vertikalem Partikelfluß verwendet werden, eindeutig definierten Größen und Prozessen im Pelagial zugeordnet sind. Die qualitative und quantitative Aussagekraft dieser Begriffe hängt jedoch von den jeweils verwendeten Methoden ab. Der Begriff der Primärproduktion ist hierfür ein herausragendes Beispiel.

Der Vergleich der Ergebnisse aus kleinskaligen Inkubationsverfahren und großskaligen Stoffbilanzen zur Bestimmung der Primärproduktion hat in den vergangenen Jahren zu einer großen Verwirrung über die Höhe der marinen Primärproduktion geführt. Eine sorgfältige Analyse der Interpretationsmöglichkeiten und -grenzen der unterschiedlichen Ansätze zeigt jedoch, daß die breitgeführte Diskussion über die Höhe der Primärproduktion und insbesondere über die Tauglichkeit der Radiokohlenstoff-(^{14}C)-Methode im Grunde überflüssig war. Diese Methode repräsentiert - bei entsprechender Handhabung - mit hoher Präzision den Fluß von reduziertem Kohlendioxyd in das pelagische Nahrungsnetz. Dabei wird der aufgenommene Kohlenstoff in Abhängigkeit von dem in der Inkubationsflasche eingeschlossenen Teil des

Nahrungsnetzes und von der Inkubationsdauer unterschiedlich auf die Primärproduzenten und Konsumenten verteilt. Demgegenüber subsumieren die großskaligen Stoffbilanzen das Resultat von Prozessen - die Primärproduktion, den Abbau der organischen Substanz und auch teilweise der physikalischen Transportraten - über lange Zeitskalen.

Ich habe an Beispielen gezeigt, daß bei Untersuchungen in gleichen Zeitskalen die Summe aus den Messungen mit der ^{14}C -Methode mit den Stoffbilanzen vergleichbar ist, wenn die Struktur und der Stoffumsatz des pelagischen Systems von der Aktivität autotropher Organismen dominiert wird; i.e. die Gesamtproduktion annähernd gleich der neuen Produktion ist. Die Diskrepanz in den Ergebnissen zwischen beiden Ansätzen zeigt sich in den jeweils ermittelten Werten für die Jahresproduktion. Dieses kann eindeutig darauf zurückgeführt werden, daß die Häufigkeit der ^{14}C -Messungen im ozeanischen Bereich nicht ausreichend ist, um die episodischen und sporadischen Ereignisse verstärkter neuer Produktion repräsentativ zu erfassen. Die Extrapolation dieser Messungen auf einen Jahreswert führt daher zu einer Unterbestimmung. Die Ermittlung der globalen Gesamtproduktion aus der Zusammenfassung der historischen und auch zukünftiger Datensätze der ^{14}C -Messungen stellt dadurch ebenfalls eine Unterbestimmung dar. Eine Revision des f -Verhältnisses (neue Produktion:gesamte Produktion) ist - insbesondere in den bisher als Wüsten bezeichneten zentralen Wirbelregionen des Ozeans - für verbesserte quantitative Bestimmungen dringend erforderlich.

Die Bestimmung der neuen Produktion in kurzzeitigen Untersuchungen ist durch die jahreszeitlich bedingten Schwankungen im f -Verhältnis ebenfalls nicht auf ein Jahr zu extrapolieren. Die Ermittlung der neuen Produktion aus Zirkulationsmodellen zum biogeochemischen Stoffkreislauf im Ozean reproduziert generelle großräumige Muster über längere Zeiträume. Nach dem weithin akzeptierten Konzept, daß der vertikale Partikelfluß ein Äquivalent der neuen Produktion ist, kann durch diese Modelle auch der vertikale Partikelfluß bestimmt werden. Bei diesen Modellen - insbesondere bei den weit verbreiteten prognostischen Modellen - werden jedoch die biologischen Prozesse den gemessenen Verteilungen der chemischen Daten angepaßt und nicht direkt bestimmt. Veränderungen im biogeochemischen Stoffkreislauf durch biologische Prozesse sowie saisonale und regionale Muster in Produktion und in Qualität und Quantität des Partikelflusses werden in diesen Modellen nicht erfaßt.

Die quantitative Aussage dieser Modelle ist in starkem Maße abhängig von der Qualität der verwendeten Datensätze und der für den jeweiligen Tiefenhorizont verwendeten Redfield-Stöchiometrie. Die Interpretation der Modelle, i.e. der Rückschluß aus der Verteilung chemischer Parameter auf den Partikelfluß, wird durch neue Messungen der gelösten organischen

Substanz im Ozean stark beeinträchtigt. Die bisherigen Informationen zu Menge, Zusammensetzung und Verteilung der gelösten organischen Substanz lassen den Schluß zu, daß eine generelle stöchiometrische Beziehung zwischen dem Import von Nährsalzen in die euphotische Zone und dem Export von partikulärem Kohlenstoff aus derselben nicht aufzustellen ist. Ebenfalls kann die entsprechende Beziehung zwischen Stickstoffimport und -export (Synonym: neue Produktion gleich vertikaler Partikelfluß) eine größere saisonale und regionale Variabilität aufweisen, als bisher angenommen wurde. Diese neuen Messungen der gelösten organischen Substanz sollten jedoch nicht als "wild card" eingesetzt werden. Auch unter der Voraussetzung, daß diese Messungen ozeanweit verifiziert werden, bedarf es intensiver Untersuchung zur regionalen und saisonalen Verteilung, zur Zusammensetzung sowie den "sinks and sources" dieser Komponente, um deren Einfluß auf die biogeochemischen Muster im Ozean neu einzuordnen.

Die detailliertesten Erkenntnisse über Menge und Zusammensetzung des regionalen und saisonalen Partikelflusses stammen - analog zur Primärproduktion - aus den kleinskaligeren Verfahren der direkten Partikelflußmessungen. Insbesondere steht durch die Entwicklung der zeitgeschalteten Sinkstofffallen ein Hilfsmittel zur Verfügung, mit dem die Menge und Zusammensetzung des Partikelflusses über lange Zeiträume mit hoher zeitlicher Auflösung verfolgt werden kann. Der Einsatz dieser Fallen hat entscheidend zu der Erkenntnis beigetragen, daß der Partikelfluß zum Meeresboden auch bei größten Wassertiefen die Saisonalität der biologischen Vorgänge in der euphotischen Zone widerspiegelt.

Für eine direkte Extrapolation auf den globalen Partikelfluß wurden die Bestimmungen mit Fallen - insbesondere aus Langzeitverankerungen - bisher in zu geringem Umfang im Ozean durchgeführt. Es wurden daher in den letzten Jahren mehrfach empirische Beziehungen zwischen der Gesamtproduktion und dem Partikelfluß aufgestellt, um anhand der besseren räumlichen Auflösung der Primärproduktionsdaten den Partikelfluß großräumiger zu beschreiben. Ich habe mit mehreren Beispielen aus eigenen Untersuchungen gezeigt, daß dieses Vorgehen keine realistischen Ermittlungen des Partikelflusses erlaubt. Dieses wird zum Einen durch die Verwendung von mittleren Jahreswerten der Gesamtproduktion bedingt, die aus der Extrapolation der individuellen ^{14}C - Messungen der jeweiligen Region stammen. Zum Anderen wird die ausgesprochene Saisonalität des Partikelflusses durch diese Verfahren nivelliert. Das saisonale Maximum des Partikelflusses wird in vielen Regionen des Ozeans innerhalb weniger Wochen beobachtet und macht dabei häufig weit mehr als 50% des jährlichen Partikelflusses aus. Die Gesamtproduktion während dieses Zeitraumes repräsentiert dagegen nur einen kleinen Teil der Jahresproduktion.

Die Entwicklung und Höhe des saisonalen Maximums wird dabei innerhalb der

physiko-chemischen Rahmenbedingungen von der saisonalen Abfolge unterschiedlicher pelagischer Systemstrukturen bestimmt, wobei das f-Verhältnis während der Zeit des maximalen Partikelflusses von Region zu Region verschieden ist. Es sind somit die Abweichungen vom "steady state", die den Partikelfluß entscheidend beeinflussen. Diese mögen episodisch als wiederkehrende saisonale Muster erscheinen oder in Form sporadischer Ereignisse auftreten.

Eine Nivellierung dieser Ereignisse in globalen Allgemeinbeziehungen kann weder zu glaubwürdigen quantitativen Vorhersagen führen, noch wird dadurch das Verständnis der komplexen Wechselwirkung zwischen physiko-chemischen Rahmenbedingungen und pelagischen Systemstrukturen und ihrer Auswirkung auf den Partikelfluß gefördert. Dieses gilt insbesondere für die Einschätzung der Rolle des Ozeans im globalen Kohlenstoffhaushalt, bei der der vertikale Partikelfluß eine wichtige Komponente ist. Eine mögliche Klimaerwärmung wird im Zusammenhang mit Veränderungen in der ozeanischen Zirkulation gesehen. Diese führen zu einer Veränderung der physiko-chemischen Rahmenbedingungen für die pelagischen Primärproduzenten und Konsumenten. Daher sind die Untersuchungen der Abweichungen vom "steady state" im kontemporären Ozean eine wichtige Voraussetzung für die Einschätzung des vertikalen Partikelflusses in Vergangenheit und Zukunft.

In den zukünftigen Untersuchungen der Primärproduktion und des Partikelflusses zeichnet sich eine Konzentrierung der Messungen auf solche Lokalitäten des Ozeans ab, die die regionalen Besonderheiten des Ozeanes repräsentieren. Durch eine hohe zeitliche Auflösung der Messungen des Partikelflusses und intensive saisonale Untersuchungen zu den pelagischen Systemstrukturen, wie ich sie aus der Norwegischen See beschrieben habe, können die Einsichten in die Komplexität des pelagischen Geschehens vorangetrieben werden. Es zeichnet sich ab, daß lokale und saisonale Modelle zur Beziehung zwischen pelagischen Strukturen und dem vertikalen Partikelfluß in näherer Zukunft über den Einsatz verbesserter Fernerkundungsmethoden und Algorithmen auf regionale Skalen erweitert werden können. Durch diese Kombination könnte ein Hilfsmittel geschaffen werden, mit dem globale Betrachtungen aus regionalen Facetten zusammengesetzt werden. Für dieses Ziel wollen sich marine Forscher aller Disziplinen in internationalen Projekten - wie den JGOFS (Joint Global Ocean Flux Studies) - zusammenschließen. Der Einsatz verbesserter Meßtechniken sowie die ständige gegenseitige Befruchtung, die sich aus Abweichungen zwischen Modellvorstellungen und Beobachtungen ergeben soll, sind dabei ein zentrales Unterfangen.

Mills (1982) beschrieb die Höhen und Tiefen in der Meeresforschung als Ursache alternierender Phasen, in denen die Konzepte den Methoden vorausleiten und solche, in denen neue Methoden vorhanden waren, aber nicht zur Entwicklung besserer Konzepte führten. Mit den international geplanten Untersuchungen könnte sich eine Phase anbahnen, in der die von Mills beschriebene Phasenverschiebung beendet wird. Für diesen Fall äußerte Eppley (1989): "These are exciting times for the participants." Ich möchte mich dieser Äußerung anschließen.

Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten
(*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*)
in der Framstraße

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von Sabine Diel, Kiel 1989

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Aussagen über Lebenszyklen und genetische Konstitution der Copepodenarten *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* in den Regionen der Framstraße aus der sommerlichen Art- und Stadienverteilung sowie Messungen physiologischer Parameter und langfristigen Experimenten abzuleiten.

Im Mai, Juli und August 1985 während der Expeditionen ARK III/1-3 mit FS "Polarstern" wurden dazu an insgesamt 49 Stationen vertikale Zooplanktonfänge zwischen 500 - 0 m bzw. Boden - 0 m gemacht und quantitativ auf Artzusammensetzung und Stadienverteilung der o.g. Arten untersucht. Außerdem wurde die Gonadenreife adulter Weibchen, Eiproduktion, Verdauungsenzym- und Häutungsaktivität sowie das Trockengewicht und der Proteingehalt der Überwinterungsstadien gemessen.

Regionaler Schwerpunkt der Untersuchungen im Mai war der Eisrandbereich auf dem Yermakplateau nordwestlich von Spitzbergen. Im Juli wurde ein Meridionalschnitt auf 78°30' - 79 °N von ca. 5 °E nach 13 °W gefahren und anschließend ein Stationsnetz im Bereich der Küstenpolynya auf dem Ostgrönlandshelf beprobt. Ein Teil dieser Positionen wurden Anfang August nochmals bearbeitet.

In Anlehnung an die großräumige hydrographische Gliederung der Framstraße werden meridional drei biologisch relevante Regionen unterschieden: atlantische, arktische und polare Region. In der atlantischen und arktischen Region stellt *C. finmarchicus* Juli 70-90 % der Individuen und 55-80 % der Biomasse der vier Arten. In der polaren Region dominieren *C. hyperboreus* und *C. glacialis* mit gemittelt 35 bzw. 45 % der Individuen und je etwa 40 % der Biomasse.

Es werden folgende Lebenszyklen für *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* in den Regionen der Framstraße diskutiert:

- *C. finmarchicus* hat in der atlantischen Region im wesentlichen eine Generationszeit von einem Jahr, jedoch mit der Möglichkeit, unter guten Bedingungen eine zweite Generation während des Sommers zu entwickeln. In der arktischen Region beträgt die Generationszeit mindestens ein Jahr, in der polaren Region kann wegen der kurzen Vegetationsperiode kein vollständiger Lebenszyklus durchlaufen werden. Der Bestand rekrutiert sich hier aus den angrenzenden Gebieten.
- *C. glacialis* hat im Küstenbereich Spitzbergens und in der Polynya Ostgrönlands einen mindestens zweijährigen Lebenszyklus. Während jedoch die Fortpflanzung vor Spitzbergen auf einen kurzen Zeitraum beschränkt zu sein scheint, dauert die Eiablage in der Polynya solange an, wie Phytoplankton vorhanden ist.
- *C. hyperboreus* hat in der atlantischen Region eine Generationszeit von 2 Jahren, in der polaren Region in Abhängigkeit vom Zeitraum verfügbarer Nahrung und der Wassertemperatur mindestens zwei, in der Regel sicher drei oder mehr Jahre. Die Reproduktion findet in allen Regionen im Februar - April statt.
- *Metridia longa* hat auf dem Küstenschelf Spitzbergens einen einjährigen, in allen anderen Regionen einen zweijährigen Lebenszyklus.

Die Aussagen beruhen auf folgenden Ergebnissen:

1. Mai

- Die Reproduktionsperiode von *C. glacialis* und *M. longa* beginnt auf dem Spitzbergenschelf eher als die von *C. finmarchicus*, wie die Entwicklung der juvenilen Copepodidstadien Mitte Mai zeigt. Für *C. hyperboreus* wird eine Reproduktionsperiode im Februar/März extrapoliert.
- Die Gonaden der Weibchen von *C. hyperboreus* sind überwiegend abgelaicht. *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und *M. longa* Weibchen haben dagegen überwiegend reife Gonaden, aber auf dem Spitzbergenschelf gibt es bereits abgelaichte Individuen.
- Die Eiproduktion von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* im Mai auf dem Yermakplateau entspricht einem P/B-Verhältnis von mindestens 0.01 bzw. 0.03 täglich (auf der Basis Kohlenstoff). Im Juli und August erreicht *C. finmarchicus* in der atlantischen Region nur ein P/B-Verhältnis von <0.005 täglich.
- Die Stadiendauer der CI-CIV von *C. hyperboreus*, abgeleitet aus der Verschiebung der Altersverteilung zwischen Mai und Juli auf dem Spitzbergenschelf, wird auf ca. 28 Tage geschätzt und daraus eine mittlere tägliche Wachstumsrate von etwa 8 % sowie Eiablage im Februar/März abgeleitet. Für *C. glacialis* werden 24 Tage Stadiendauer und ebenfalls 8 % tägliche Wachstumsrate geschätzt.

2. Meridionalschnitt Mitte Juli

- Die **Gonaden** der *C. finmarchicus* Weibchen sind in der atlantischen und arktischen Region unterhalb der euphotischen Zone bereits abgelaicht, innerhalb der euphotischen Zone steigt der Anteil Weibchen mit reifen Gonaden von Ost nach West. Im Packeis der polaren Region sind die Gonaden überwiegend unreif. *C. glacialis* und *M. longa* Weibchen haben in allen Regionen reife, die von *C. hyperboreus* unreife Gonaden.
- Die **Altersstruktur** von *Calanus* spp. verschiebt sich von der atlantischen zur polaren Region hin zu jüngeren Entwicklungsstadien und entspricht im Packeis der im Mai auf dem Spitzbergenshelf angetroffenen. Die Stadienfrequenz von *Metridia longa* ist an allen Stationen ähnlich.
- Die **Vertikalverteilung** von *Calanus* spp. zeigt in der atlantischen Region ausgeprägte Bimodalität der potentiellen Überwinterungsstadien, während sich in der arktischen und polaren Region alle Entwicklungsstadien in Oberflächennähe aufhalten. Nur die ältesten Stadien von *M. longa* gehen in die oberflächennahen Wasserschichten.
- Der mittlere **Proteingehalt** der potentiellen Überwinterungsstadien von *Calanus* spp. nimmt von Ost nach West ab, die mittlere spezifische und individuelle Aktivität der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin als Indikator für physiologische Aktivität steigt.
- In der atlantischen Region, nahe dem Spitzbergenshelfhang, befinden sich Mitte Juli die Überwinterungsstadien von *C. finmarchicus* (CV), *C. glacialis* (CV) und *C. hyperboreus* (CIV, CV) in der Diapause, westlich häuten sich die CV noch zu Adulten.

3. Ostgrönlandshelfpolynya Mitte Juli und Anfang August

- Die jungen *C. glacialis*-Copepodide sind Mitte Juli in der Polynya so weit entwickelt wie im Nordpolarmeer im August/September. Die **Stadienentwicklung** von *C. hyperboreus* ist in beiden Gebieten ähnlich. Dies wird auf die unterschiedlichen Reproduktionsstrategien beider Arten zurückgeführt.
- Die **Altersstruktur** der *C. glacialis* und *C. hyperboreus* Populationen verschiebt sich zwischen Mitte Juli und Anfang August signifikant zu älteren Entwicklungsstadien. Die aus der mittleren Verteilung der CI-CIV Mitte Juli und Anfang August ermittelte Stadiendauer beträgt für *C. glacialis* 39 Tage, für *C. hyperboreus* 20 Tage. Daraus ergibt sich ein mittlerer täglicher Biomassezuwachs von 1 bzw. 2 %.
- Die **Eiproduktion** von *C. glacialis* entspricht im Juli im Mittel einem P/B-Verhältnis von 0.03, im August 0.02 täglich (auf Kohlenstoffbasis). Die Eiproduktion ist in beiden Monaten positiv mit dem Chlorophyllbestand der jeweiligen Station korreliert, im Juli werden jedoch bei gleichem Nahrungsangebot signifikant mehr Eier gelegt als im August.
- Die **Gonaden** der Weibchen von *C. glacialis* sind im Bereich der Ostgrönlandshelfpolynya nahezu ausschließlich reif. Das gilt auch für *M. longa*. Die Gonaden von *C. hyperboreus* sind immer unreif, die von *C. finmarchicus* lassen eine langsame Reifung der Gonaden zwischen Mitte Juli und Anfang August erkennen.

In der atlantischen Region der Framstraße liegt die Hauptentwicklungsperiode von *Calanus* spp. und *M. longa* - zeitgleich mit der Phytoplanktonblüte - im Mai. Während Mitte Juli in der atlantischen Region die Zooplanktonentwicklung bereits mehrere Wochen andauert und die ersten Individuen mit der Überwinterung beginnen, ist die Entwicklung in der arktischen Region weit zurück bzw. hat in der polaren Region im Packeis kaum begonnen. Die zeitliche Differenz in der Entwicklung zwischen atlantischer und polarer Region wird auf 2 Monate geschätzt. Die nur von wenig Eis bedeckte Polynya auf dem Ostgrönlandschelf verlängert in der polaren Region die Vegetationsperiode gegenüber der Packeiszone im Osten sowie dem Nordpolarmeer im Norden.

In der abschließenden Diskussion werden die physiologischen Rahmenbedingungen für Arten und Stadien unterschiedlicher Körpergröße erörtert, die Einfluß auf die verschiedenen Reproduktions- und Entwicklungsstrategien der Arten haben könnten. Die Variabilität des Nahrungsangebotes tritt dabei als limitierender Faktor für die Entwicklung in den Vordergrund. Mit steigender Körpergröße steigt die Hungertoleranz infolge sinkender gewichtsspezifischer Stoffwechselraten und steigender organischer Reserven. Parallel steigen aber auch die für maximale Entwicklung/Wachstum benötigten Nahrungskonzentrationen und die Stadiendauer: je größer das Körpervolumen und je kürzer die Vegetationsperiode sind, desto länger sind die Generationszeiten. Die Reproduktion wird mit steigender Körpergröße zunehmend unabhängig von der Vegetationsperiode und geschieht auf Kosten der Körperreserven.

**Aus dem Institut für Meereskunde
Abteilung Marine Planktologie**

**Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in
polaren Regionen am Beispiel der
Grönländischen See**

**Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel**

**vorgelegt von
Rolf Gradinger
Kiel 1989**

6. Zusammenfassung

- 1) Auf insgesamt drei Expeditionen mit FS "Polarstern" bzw. FS "Meteor" wurde die Zusammensetzung der Pico- und Nanoplanktongemeinschaften der Grönländischen See untersucht. Zwei Fahrten fanden im Frühling/Sommer statt (Mai bis Juni 1987, April bis Juni 1988) und eine im Herbst/Winter (Oktober bis Dezember 1988). Neben dem Bestand wurden auch Aktivitätsparameter gemessen.
- 2) Die Bestandsbestimmung erfolgte mittels Epifluoreszenzmikroskopie. Die Wachstums- und Wegfraßraten der Bakterien wurden durch selektive Inhibition (Sherr et al., 1986) gemessen. Auf einer Reise erfolgte neben der Untersuchung des Pelagials zusätzlich die Auswertung von Proben, die durch Kernbohrungen aus arktischen Eisschollen entnommen wurden.
- 3) Zur Analyse der Wechselwirkungen zwischen einzelnen Parametern wurden sowohl Korrelationen ermittelt, als auch eine Faktoranalyse durchgeführt.
- 4) Die Untersuchungen zur Besiedelung des Meereises zeigten, daß Bakterien, auto- und heterotrophe Flagellaten sowie Diatomeen bevorzugt in den untersten 10 cm der Eisschollen vorkommen. In einem Freilandexperiment konnte gezeigt werden, daß die Frühjahrsentwicklung der Eisalgen an die Überschreitung eines Schwellenwertes der Lichtintensität gebunden war. Gleichzeitig wurde damit die steuernde Funktion der die Quantenstromdichte der Photonen drastisch reduzierenden Schneeschicht für die Arktis nachgewiesen.
- 5) Im Pelagial demonstrierte die vergleichende Betrachtung der Ergebnisse aus verschiedenen hydrographisch charakterisierten Regionen, daß das Vorkommen und die Aktivität der Pico- und Nanoplankter nicht an bestimmte Wasserkörper sondern vielmehr an bestimmte Sukzessionsstadien der Planktonentwicklung gekoppelt waren. Eine Ausnahme bildete lediglich die Verteilung der Picocyanobakterien, deren Bedeutung als Indikatororganismen für warmes Wasser in polaren Regionen diskutiert wird.
- 6) Mittels Faktoranalyse wurden die Stationen entsprechend ihren biologischen Charakteristika gruppiert. Die Frühlings- und Sommergemeinschaften liessen sich in 4 Gruppen aufteilen. Gruppe 1 bestand aus Stationen im eisbedeckten Ostgrönlandstrom, Gruppe 2 war gekennzeichnet durch die Frühjahrsblüte der Diatomeen, Gruppe 3 umfaßte die Stationen mit P. pouchetii-Blüten und Gruppe 4 das für die Grönländische See bisher noch nicht beschriebene Sukzessionsstadium der Flagellaten-Blüten.

- 7) Die Abundanzen sowohl der Bakterien als auch der auto- und heterotrophen Flagellaten erreichten jeweils im Sommer ihr Maximum. Von ca. $3.5 \cdot 10^5$ Bakterien*ml⁻¹ in Gruppe 1 stieg die Abundanz der Bakterien auf 15.5 bzw. $12.8 \cdot 10^5$ Bakterien*ml⁻¹ in den Gruppen 3 und 4. Damit gekoppelt war eine Zunahme der bakteriellen Produktion. Ihr Verhältnis zur Primärproduktion stieg von minimal 4 % während der Diatomeenblüte auf 19 bis 23 % während der P. pouchetii- bzw. Flagellatenblüten. Die Abundanzen der auto- und heterotrophen Flagellaten zeigten eine ähnliche Entwicklung mit Minimalwerten in den Gruppen 1 und 2 und daran anschließenden Maxima in den Gruppen 3 und 4 (autotrophe Pico- und Nanoflagellaten: max. $13.7 \cdot 10^3$ Zellen*ml⁻¹, heterotrophe Pico- und Nanoflagellaten: max. $1.7 \cdot 10^3$ Zellen*ml⁻¹). Die Ingestionsraten von Bakterien durch das eucaryontische Pico- und Nanoplankton zeigten eine enge Kopplung an die bakterielle Aktivität. Die Relationen der Kohlenstoffinkorporation durch Grazing der Bakterien zur Primärproduktion waren nahezu identisch mit den bereits aufgeführten Angaben zur bakteriellen Produktivität.
- 8) Während der Herbst/Winter-Expedition war eine deutliche Abnahme aller Abundanzparameter gegenüber den Sommermonaten festzustellen. Die Bakterienkonzentrationen lagen mit einer Ausnahme alle unter $10 \cdot 10^5$ Bakterien*ml⁻¹, die Flagellatendichten betrugen wenige hundert Zellen*ml⁻¹. Beachtenswert war die deutliche Abnahme des Verhältnisses der autotrophen zu den heterotrophen Pico- und Nanoplanktern. Dies deutet auf das Vorhandensein eines Pools an gelöster organischer Substanz hin, der auch während der lichtarmen Polarnacht heterotrophes Wachstum ermöglicht.
- 9) Die Ergebnisse zeigten eine enge Kopplung zwischen bakterieller Produktivität und dem Wegfraß durch heterotrophe Flagellaten. Nahezu 100 % der bakteriellen Produktion werden im Mittel von heterotrophen Flagellaten täglich ingestiert. Die Flagellaten fressen folglich nicht die aktuelle Biomasse, sondern vielmehr die Produktion der Bakterien.
- 10) In der Diskussion wird dargelegt, daß der Stoffumsatz innerhalb des "microbial loop" in der arktischen Grönländischen See in seiner Bedeutung der Aktivität des dortigen Mesozooplanktons gleichzusetzen ist. Weiterhin wird festgestellt, daß keine Unterschiede zu Ergebnisse aus tropischen oder borealen Regionen hinsichtlich Abundanz und Aktivität des Pico- und Nanoplanktons festzustellen sind. Hierdurch konnte nachgewiesen werden, daß der "microbial loop" auch in polaren Gewässern wie der Grönländischen See von großer Bedeutung ist.

NOTE

Picocyanobacteria in the high Arctic

Rolf Gradinger, Jürgen Lenz

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

ABSTRACT: The occurrence of picocyanobacteria was studied in May 1988 in the ice-covered East Greenland Current at 80° N. Within the upper 200 m of the water column the number of picocyanobacteria decreased from the warm Atlantic Intermediate Water (AIW) to the cold Polar Water (PW), where they were practically absent. It is suggested that picocyanobacteria can serve as indicator organisms for the advection of warm water masses into polar regions.

Seasonal Changes in Sedimentation of Particulate Matter and Lipid Content of Zooplankton Collected by Sediment Trap in the Arctic Ocean off Axel Heiberg Island

B. T. Hargrave, B. von Bodungen¹, R. J. Conover, A. J. Fraser, G. Phillips and W. P. Vass

Biological Sciences Branch, Department of Fisheries and Oceans, Bedford Institute of Oceanography, P.O. Box 1006, Dartmouth, Nova Scotia B2Y 4A2, Canada

¹ Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

Received 6 September 1988; accepted 5 January 1989

Summary. Sedimentation of particulate matter measured at a depth of 100 m varied from 0.2 to 6.0 mg dry weight $m^{-2} d^{-1}$ over approximately monthly intervals between September 1986 and June 1987 on the continental shelf of the western Arctic Ocean north of the Canadian Arctic Islands. Detritus deposited during December and January, the period of maximum sedimentation, contained relatively low amounts of organic carbon and nitrogen (4.0% and 0.5% of dry weight, respectively) with a carbon:nitrogen ratio > 7 . Maximum rates of organic carbon and nitrogen sedimentation (0.60 and 0.12 mg $m^{-2} d^{-1}$, respectively) during February were associated with debris enriched with organic matter (organic carbon and nitrogen content of 17.0% and 3.4% of dry weight, C:N = 5). Dry weight of macrozooplankton, predominantly *Calanus hyperboreus* and *Metridia longa*, separated from preserved trap contents, equalled or exceeded by up to an order-of-magnitude the weight of sedimented debris. Lipid content of CV and adult female stages of *C. hyperboreus* decreased from 46%–64% of dry weight in September to 20%–30% in January. Females of *C. hyperboreus* with lower lipid levels (7% of dry weight) between April and June were probably in a post-reproductive condition.

**Bestimmung der Freßrate arktischer Copepoden
mittels der Magenfluoreszenz-Methode**

Diplomarbeit

vorgelegt von
Katrin Knickmeier

Kiel im Juli 1989

**Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität**

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Im Juni 1988 wurden im Rahmen des Grönlandseeprojektes während der Reise Ark V/2 des FS "Polarstern" in der Grönlandsee und in der Framstraße vier biologische Schnitte mit insgesamt 49 Stationen bearbeitet. Dabei wurde die Polarfront zweimal gekreuzt.

Das Zooplankton wurde mit einem Bongonetz gefangen und der Chlorophyllgehalt der Wassersäule gemessen. Der Mageninhalt frisch gefangener Tiere der vier dominanten Copepodenarten der Region, den herbivoren Copepoden *Calanus hyperboreus*, *Calanus finmarchicus* und *Calanus glacialis* und der omnivoren *Metridia longa*, wurde mit der Magenfluoreszenzmethode gemessen. Die Verweilzeit der Nahrung in den Copepodenmägen wurde in Hungerexperimenten bestimmt, und die Filtrations- und Freßraten der Copepoden wurden berechnet.

Die der Anwendung der Magenfluoreszenzmethode zugrundegelegten Voraussetzungen werden im ersten Teil dieser Arbeit aufgezeigt und diskutiert. Die beiden größten Unsicherheiten bei dieser Methode sind die Magenverweilzeit und die umstrittene Frage, ob die aufgenommenen Pigmente den Verdauungstrakt der Tiere nur passieren oder ob sie verdaut werden. Letzteres würde zu einer Unterschätzung der Freßraten führen.

Die Magenpigmentgehalte der untersuchten Copepodenarten lagen zwischen 0,07 und 91,56 ng Pigment/Individuum. Sie korrelierten für die Weibchen von *Calanus hyperboreus*, *Calanus finmarchicus* und *Metridia longa* hochsignifikant mit der Chlorophyllkonzentration im Wasser. *Calanus glacialis* Weibchen zeigten keine Korrelation.

Auf den Schnitten ergab sich eine starke Regionalität bezüglich der Wassermassen. Als genereller Trend wurde deutlich, daß östlich der Polarfront im Atlantischen Zwischenwasser wesentlich höhere Werte zu finden waren als westlich im Polarwasser. Dieser Trend zeigte sich bei den Weibchen und CV Stadien von *Calanus hyperboreus* und bei den Weibchen von *Calanus finmarchicus*. Eventuell gilt dies auch für *Metridia longa*. Ein Fronteneffekt, das heißt erhöhte Magenpigmentgehalte auf der Front selbst, wurde nicht nachgewiesen.

Der tägliche Wegfraß am "standing stock" lag bei den Weibchen unter 1 % Chlorophyll pro Art und die Ingestionsraten zwischen 0 und 1 % des Körper-Kohlenstoffgehaltes pro Tag mit einem Maximalwert bei *Metridia longa* von 5,4 %.

Die vier Arten waren auf den Schnitten in unterschiedlichem Maße vertreten: *Calanus hyperboreus* auf den südlichsten Stationen und hier am häufigsten im Arktischen Zwischenwasser (Weibchen 121 Ind./m³). Diese Art kam aber auch in der Framstraße auf dem Ostgrönlandschelf unter dem Eis vor (10 Ind./m³). Die Abundanzen von *Calanus finmarchicus* ließen sich nicht deutlich nach Wassermassen trennen. *Metridia longa* trat am häufigsten auf dem ersten und dem vierten Schnitt auf. *Calanus glacialis* war vor allem im Polarwasser unter dem Packeis zu finden (Höchstwert 5 Ind./m³). Die kleineren Stadien C I bis C III aller vier Arten waren dagegen in eisfreien Regionen sehr häufig. Erhöhte Abundanzen auf der Front selbst ließen sich nicht feststellen.

Die Freßaktivität des herbivoren Zooplanktons kann trotz niedriger Freßraten zeitlich und räumlich einen großen Einfluß auf Dichte und Zusammensetzung des Phytoplanktons ausüben. Die Rolle der Copepoditstadien in diesem System ist noch ungeklärt.

The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea

T. Noji

1. Introduction

Sedimentation in the pelagial has become a topic of intense interest in the last decade (e.g. Bishop *et al.* 1980, Smetacek 1980, Honjo 1982, Deuser 1986). Studies have indisputably documented the spatiotemporal variability in vertical flux (e.g. Deuser *et al.* 1981, Lampitt 1985, Bishop *et al.* 1986, Honjo *et al.* 1988, Wakeham and Canuel 1988). Variability has primarily been explained through physico-biological models, e.g. "new vs. regenerated production" (Dugdale and Goering 1967, Eppley and Peterson 1979), and grazing of phytoplankton stocks. However, it is now evident that sedimentation is the result of a complex network of interactive biological responses to the changing physical environment. Simple models cannot satisfactorily explain the quantitative and qualitative character of sedimenting particles (Bodungen 1989).

One of the least understood influences on sedimentation is the stock of metazooplankton. Until recently the major roles of zooplankton with respect to vertical flux of particles have been considered to be grazing and fecal pellet production. Indeed, grazing can decisively hinder the accumulation and bulk sedimentation of phytoplankton stocks. In contrast, the production of fast-sinking fecal pellets can enhance local sedimentation. However, the properties of the vehicles of transport have now been recognized as being vital for the characterization of vertical flux; morphology, composition and size of these vehicles affect their sedimentation through the water column. The stock of metazooplankton can strongly influence sedimentation via their regulation of these large particles. This may occur via the production of aggregates including fecal material (e.g. Pilskałn and Honjo 1987, Bodungen 1986) and zooplanktonic corporal parts (e.g. Honjo *et al.* 1988) or the modification of existing large fast-sinking particles through processes such as disaggregation (Karl *et al.* 1988, Suess 1988, Lampitt *et al.* in press).

The aim of this study is twofold - to identify the metazooplankton-regulated processes which influence sedimentation and to assess the influence of metazooplankton stocks on sedimentation on the Vøring Plateau in the Norwegian Sea. The first endeavor is approached largely with the aid of experimental findings. The central theme of most experimentation was the production and destruction of aggregates, especially fecal pellets. The second is based on the application of these findings and reports in the literature to field data collected during expeditions on the Vøring Plateau and recorded continuously with sediment traps over a period of nearly three years. Seasonal patterns in pelagic biology and sedimentation are described. Further, variations in these patterns are specifically discussed in terms of the distribution of zooplankton stocks and their specific means of influence on vertical flux.

The study was conducted within the Sonderforschungsbereich (special research project) 313 - "Sedimentation in the European Nordic Seas" at the University of Kiel, Federal Republic of Germany. The author was a member of the subproject "Flux of Particles from the Pelagial".

Occurrence and vertical flux of faecal pellets of probably protozoan origin in the southeastern Weddell Sea (Antarctica)*

Eva-Maria Nöthig¹, Bodo von Bodungen²

¹ Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven, Federal Republic of Germany

² Sonderforschungsbereich 313, Christian-Albrechts-Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

ABSTRACT: Amount of faecal material in the water column and in sediment traps deployed at 7 different stations was investigated during a cruise of RV 'Polarstern' off Vestkapp (73° S, 19° W), Weddell Sea, Antarctica. Numerous small round, ellipsoidal or triangular pellets (30 to 150 µm) were identified in the water column and the traps. Most of the pellets contained intact, but empty, frustules of the abundant diatoms. We suggest that these small pellets were produced by protozoan grazers (ciliates, heterotrophic dinoflagellates, radiolarians and probably foraminifers). These pellets occurred in numbers up to 214 l⁻¹ in the water column and contributed significantly (36 % of total sedimented faeces volume in traps) to vertical particle transport of empty but intact diatom frustules from the euphotic zone to deeper water layers. The greatest part of the remaining faecal material in the sediment traps consisted of larger, nearly round faecal pellets (150 to 300 µm). These faecal pellets are of unknown origin, but could have been produced by small metazoans.

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der

Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr. 192

Vertikalverteilung und Sedimentation von Phytoplanktonarten

in der mittleren Ostsee während des Frühjahres 1986

von

Uta Passow

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von

Institut für Meereskunde
Abteilung Marine Planktologie
Düsternbrooker Weg 20
2300 Kiel 1, FRG

ISSN 0341-8561

Zusammenfassung

Die Vertikalverteilung, deren zeitliche Änderung und die Sedimentation ausgewählter Phytoplanktonarten wurde in der mittleren Ostsee im Rahmen des internationalen "Baltic Sea Patchiness Experiment 1986" (PEX'86) untersucht.

Während der 10-tägigen Untersuchung im April/Mai wurden der Partikelflux mit frei-treibenden Sinkstoffallen (in 30 und 60m Tiefe) innerhalb des PEX-Rasters (20x40 Seemeilen) gemessen. Neben einer der treibenden Fallen wurden im 3-stündigem Abstand Wasserproben aus 10-12 Tiefen, bis in maximal 70m Tiefe genommen und die vertikale Verteilung der Salinität, Temperatur, Attenuation und Licht gemessen. In den Wasserproben wurde der Chl.a-, POC-, PON-Gehalt, Trockengewicht und die Nährsalzkonzentration bestimmt. Dieselben partikulären Parameter und die ^{137}Cs -Aktivitätskonzentration wurden in dem Fallenmaterial bestimmt. Sowohl das suspendierte, als auch das sedimentierte Material wurde unter einem umgekehrten Mikroskop untersucht. Es wurde die Reproduzierbarkeit und Genauigkeit der Zählungen nach verschiedenen Schemata dargestellt und für jede Phytoplanktonart ein empirischer Vertrauensbereich für die einzelnen Zähl schemata bestimmt. Die jeweiligen Zählfehler waren immer geringer als die zu untersuchende in situ Variabilität.

Der allgemeine Verlauf von Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee wurde beschrieben und die Situation im Frühjahr 1986 zusammengefaßt. Das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit lag in dem antizyklonischen Wirbel, der innerhalb des PEX-Gebietes beobachtet wurde. Die Blüte hatte ihre maximale Biomasse erreicht und die Massensedimentation der Diatomeen begann. Das suspendierte Material wurde von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. (10µm) dominiert. Aber auch Achnantes taeniata, Mesodinium rubrum, Gonyaulax catenata und eine autotrophe Gymnodinium-Art waren häufig. Die größere horizontale Patchiness und Advektion führten während der ersten Tage zu einer größeren Variabilität der Phytoplanktonbiomasse, der Temperatur und der Attenuation als während der zweiten Hälfte

der Untersuchung. Innerhalb der PEX-Rasters entwickelten sich vier voneinander unabhängige Blüten. Innerhalb der einzelnen Blüten, auf geringeren Raum- und Zeitskalen, verschob sich die Phytoplanktonzusammensetzung wiederum. Der Grad der Patchiness war für jede Art unterschiedlich.

Konzepte, die physikalische oder biologische Prozesse als Ursache für die Vertikalverteilungsmuster des autotrophen Planktons ansehen, werden vorgestellt. Die vertikalen Verteilungsmuster wurden für 5 Diatomeenarten, 2 Dinoflagellatenarten und den autotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum beschrieben. Keine der Arten war gleichmäßig über die Tiefe verteilt, obwohl keine vertikale Dichteschichtung beobachtet wurde. Jede der Arten hatte ihr individuelles Vertikalverteilungs-Muster, die Konzentrationsmaxima der verschiedenen Arten lagen jeweils in unterschiedlichen Tiefen. Im Gegensatz zu den Dinoflagellaten waren die Diatomeen und auch M.rubrum in der gesamten trophogenen Schicht anwesend. Mechanismen, die die Vertikalverteilung mobiler und nicht mobiler Plankter in einer isopyknischen Schicht beeinflussen können, werden an Hand der Daten dieser Untersuchung diskutiert. Für die zwei autotrophen Dinoflagellaten und für M.rubrum konnte eine tagesrythmische Vertikalwanderung nachgewiesen werden: alle drei Arten wanderten tagesüber an die Oberfläche, nachts in die Tiefe, im Einzelnen jedoch unterschieden sich das Wanderungsverhalten der verschiedenen Arten und auch von Populationen einer Art. Verschiedene Anpassungen des Phytoplanktons an die veränderlichen Umweltbedingungen werden postuliert: Während Diatomeen auf Fluktuationen der Lichtbedingungen mit physiologischen Adaptationen reagieren, können sich die mobilen Arten durch die Wanderung immer in einer Schicht konstanten Lichtklimas aufhalten. Speziell wird auf die Rolle der Turbulenz, der Kettenbildung und der Dauerstadien im Lebenszyklus des Phytoplanktons eingegangen.

Im sedimentierten Material wurden fast ausschließlich T.levanderi und Chaetoceros spp. gefunden. Deren relative Sedimentationsrate (tägliche Sedimentation als % vom Bestand) stieg mit der Zeit und war artspezifisch (für T.levanderi bis

max. 50%). Da sich ein Teil der T.levanderi-Population in der Teilungsphase befand (20% des Bestandes kam als "paired-cells" vor), nahm deren Konzentration im Wasser langsamer ab, als die der weniger stark sedimentierenden Chaetoceros spp. (relative Sedimentationsrate $\leq 30\%$). Die sedimentierten T.levanderi lagen im Gegensatz zum suspendierten Material nicht in Ketten, sondern in Form von Einzelzellen vor. Chaetoceros spp. Sporen wurden im Wasser und in den Fallen selten gefunden. Alle anderen Arten sedimentierten mit einer relativen Sedimentationsrate $< 5\%$. Die Sinkgeschwindigkeit wurde mit unterschiedlichen Methoden auf ca. 40-60m/d bestimmt. Diese hohe Sinkgeschwindigkeit wird auf Aggregatbildung der Zellen zurückgeführt. Die Bildung von Aggregaten müsste daher nicht nur artspezifisch sein, sondern auch vom Stadium der Zellen abhängen. Die Variabilität der Sedimentationsrate war im Zeitbereich von Stunden hoch und weist auf eventuelle tageszeitabhängige Sedimentationsraten hin. Die Sedimentation führte nicht zu entsprechenden Änderungen im Muster der Vertikalverteilung der Zellen, so daß die Zellen aus allen Tiefen mit ähnlicher Sinkgeschwindigkeit sedimentiert sein müssen.

Der Probenahmeansatz nach Lagrange (Zeitserie neben freitreibenden Fallen) wurde für die Fragestellung dieser Arbeit bewertet und mit der Probennahme neben einem verankerten Schiff (Ansatz nach Euler) verglichen. In einem Gebiet mit einer hohen räumlichen Patchiness sogar im Bereich von 100m (wie in dem vorliegenden Fall) kann auch bei einer Probenahme nach Lagrange der Einfluß von Advektion und Patchiness auf eine Zeitserie im Stunden- bis Tagesbereich nicht ausgeschlossen werden. Die Variabilität der Parameter war - entgegen der Theorie - nicht größer, wenn die Proben nach dem Ansatz nach Euler statt nach Lagrange genommen wurden.

George Kanner and Vernon Rippert, Co-Chair
University of Southern Mississippi
Center for Marine Science

Food Web Structure and Loss Rate

U. S. Global Plus Study 10, 73

8.10 Preliminary Results of Preliminary Investigation

Rolf Eisebert

In-situ degradation of materials collected by sediment traps can severely bias partitioning measurements by altering the chemical composition of trapped particles and by releasing various compounds into the dissolved phase. Numerous trap deployments by the Kiel Group in different environments and seasons as well as ongoing laboratory studies suggest that in-situ preservation (poisoning of trap samples) is a must even with short-term deployments to counteract both microbial degradation and grazing by swimmers. A sediment trap sampling device, which was carried out with lateral trap samples from Kiel Fjords (northeastern part of the Baltic Sea) in March 1988, was used to test different trap concentrations (formaldehyde: 0.12 M, 0.15 M, 0.2 M, 0.3 M, 0.4 M, 0.5 M, 0.6 M, 0.7 M, 0.8 M, 0.9 M, 1.0 M, 1.2 M, 1.5 M, 2.0 M, 3.0 M, 4.0 M, 5.0 M, 6.0 M, 7.0 M, 8.0 M, 9.0 M, 10 M, 12 M, 15 M, 20 M, 30 M, 40 M, 50 M, 60 M, 70 M, 80 M, 90 M, 100 M, 120 M, 150 M, 200 M, 300 M, 400 M, 500 M, 600 M, 700 M, 800 M, 900 M, 1000 M, 1200 M, 1500 M, 2000 M, 3000 M, 4000 M, 5000 M, 6000 M, 7000 M, 8000 M, 9000 M, 10000 M, 12000 M, 15000 M, 20000 M, 30000 M, 40000 M, 50000 M, 60000 M, 70000 M, 80000 M, 90000 M, 100000 M, 120000 M, 150000 M, 200000 M, 300000 M, 400000 M, 500000 M, 600000 M, 700000 M, 800000 M, 900000 M, 1000000 M, 1200000 M, 1500000 M, 2000000 M, 3000000 M, 4000000 M, 5000000 M, 6000000 M, 7000000 M, 8000000 M, 9000000 M, 10000000 M, 12000000 M, 15000000 M, 20000000 M, 30000000 M, 40000000 M, 50000000 M, 60000000 M, 70000000 M, 80000000 M, 90000000 M, 100000000 M, 120000000 M, 150000000 M, 200000000 M, 300000000 M, 400000000 M, 500000000 M, 600000000 M, 700000000 M, 800000000 M, 900000000 M, 1000000000 M, 1200000000 M, 1500000000 M, 2000000000 M, 3000000000 M, 4000000000 M, 5000000000 M, 6000000000 M, 7000000000 M, 8000000000 M, 9000000000 M, 10000000000 M, 12000000000 M, 15000000000 M, 20000000000 M, 30000000000 M, 40000000000 M, 50000000000 M, 60000000000 M, 70000000000 M, 80000000000 M, 90000000000 M, 100000000000 M, 120000000000 M, 150000000000 M, 200000000000 M, 300000000000 M, 400000000000 M, 500000000000 M, 600000000000 M, 700000000000 M, 800000000000 M, 900000000000 M, 1000000000000 M, 1200000000000 M, 1500000000000 M, 2000000000000 M, 3000000000000 M, 4000000000000 M, 5000000000000 M, 6000000000000 M, 7000000000000 M, 8000000000000 M, 9000000000000 M, 10000000000000 M, 12000000000000 M, 15000000000000 M, 20000000000000 M, 30000000000000 M, 40000000000000 M, 50000000000000 M, 60000000000000 M, 70000000000000 M, 80000000000000 M, 90000000000000 M, 100000000000000 M, 120000000000000 M, 150000000000000 M, 200000000000000 M, 300000000000000 M, 400000000000000 M, 500000000000000 M, 600000000000000 M, 700000000000000 M, 800000000000000 M, 900000000000000 M, 1000000000000000 M, 1200000000000000 M, 1500000000000000 M, 2000000000000000 M, 3000000000000000 M, 4000000000000000 M, 5000000000000000 M, 6000000000000000 M, 7000000000000000 M, 8000000000000000 M, 9000000000000000 M, 10000000000000000 M, 12000000000000000 M, 15000000000000000 M, 20000000000000000 M, 30000000000000000 M, 40000000000000000 M, 50000000000000000 M, 60000000000000000 M, 70000000000000000 M, 80000000000000000 M, 90000000000000000 M, 100000000000000000 M, 120000000000000000 M, 150000000000000000 M, 200000000000000000 M, 300000000000000000 M, 400000000000000000 M, 500000000000000000 M, 600000000000000000 M, 700000000000000000 M, 800000000000000000 M, 900000000000000000 M, 1000000000000000000 M, 1200000000000000000 M, 1500000000000000000 M, 2000000000000000000 M, 3000000000000000000 M, 4000000000000000000 M, 5000000000000000000 M, 6000000000000000000 M, 7000000000000000000 M, 8000000000000000000 M, 9000000000000000000 M, 10000000000000000000 M, 12000000000000000000 M, 15000000000000000000 M, 20000000000000000000 M, 30000000000000000000 M, 40000000000000000000 M, 50000000000000000000 M, 60000000000000000000 M, 70000000000000000000 M, 80000000000000000000 M, 90000000000000000000 M, 100000000000000000000 M, 120000000000000000000 M, 150000000000000000000 M, 200000000000000000000 M, 300000000000000000000 M, 400000000000000000000 M, 500000000000000000000 M, 600000000000000000000 M, 700000000000000000000 M, 800000000000000000000 M, 900000000000000000000 M, 1000000000000000000000 M, 1200000000000000000000 M, 1500000000000000000000 M, 2000000000000000000000 M, 3000000000000000000000 M, 4000000000000000000000 M, 5000000000000000000000 M, 6000000000000000000000 M, 7000000000000000000000 M, 8000000000000000000000 M, 9000000000000000000000 M, 10000000000000000000000 M, 12000000000000000000000 M, 15000000000000000000000 M, 20000000000000000000000 M, 30000000000000000000000 M, 40000000000000000000000 M, 50000000000000000000000 M, 60000000000000000000000 M, 70000000000000000000000 M, 80000000000000000000000 M, 90000000000000000000000 M, 100000000000000000000000 M, 120000000000000000000000 M, 150000000000000000000000 M, 200000000000000000000000 M, 300000000000000000000000 M, 400000000000000000000000 M, 500000000000000000000000 M, 600000000000000000000000 M, 700000000000000000000000 M, 800000000000000000000000 M, 900000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000 M, 10000000000000000000000000 M, 12000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000 M, 20000000000000000000000000 M, 30000000000000000000000000 M, 40000000000000000000000000 M, 50000000000000000000000000 M, 60000000000000000000000000 M, 70000000000000000000000000 M, 80000000000000000000000000 M, 90000000000000000000000000 M, 100000000000000000000000000 M, 120000000000000000000000000 M, 150000000000000000000000000 M, 200000000000000000000000000 M, 300000000000000000000000000 M, 400000000000000000000000000 M, 500000000000000000000000000 M, 600000000000000000000000000 M, 700000000000000000000000000 M, 800000000000000000000000000 M, 900000000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000000 M, 10000000000000000000000000000 M, 12000000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000000 M, 20000000000000000000000000000 M, 30000000000000000000000000000 M, 40000000000000000000000000000 M, 50000000000000000000000000000 M, 60000000000000000000000000000 M, 70000000000000000000000000000 M, 80000000000000000000000000000 M, 90000000000000000000000000000 M, 100000000000000000000000000000 M, 120000000000000000000000000000 M, 150000000000000000000000000000 M, 200000000000000000000000000000 M, 300000000000000000000000000000 M, 400000000000000000000000000000 M, 500000000000000000000000000000 M, 600000000000000000000000000000 M, 700000000000000000000000000000 M, 800000000000000000000000000000 M, 900000000000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000000000 M, 10000000000000000000000000000000 M, 12000000000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000000000 M, 20000000000000000000000000000000 M, 30000000000000000000000000000000 M, 40000000000000000000000000000000 M, 50000000000000000000000000000000 M, 60000000000000000000000000000000 M, 70000000000000000000000000000000 M, 80000000000000000000000000000000 M, 90000000000000000000000000000000 M, 100000000000000000000000000000000 M, 120000000000000000000000000000000 M, 150000000000000000000000000000000 M, 200000000000000000000000000000000 M, 300000000000000000000000000000000 M, 400000000000000000000000000000000 M, 500000000000000000000000000000000 M, 600000000000000000000000000000000 M, 700000000000000000000000000000000 M, 800000000000000000000000000000000 M, 900000000000000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000000000000 M, 10000000000000000000000000000000000 M, 12000000000000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000000000000 M, 20000000000000000000000000000000000 M, 30000000000000000000000000000000000 M, 40000000000000000000000000000000000 M, 50000000000000000000000000000000000 M, 60000000000000000000000000000000000 M, 70000000000000000000000000000000000 M, 80000000000000000000000000000000000 M, 90000000000000000000000000000000000 M, 100000000000000000000000000000000000 M, 120000000000000000000000000000000000 M, 150000000000000000000000000000000000 M, 200000000000000000000000000000000000 M, 300000000000000000000000000000000000 M, 400000000000000000000000000000000000 M, 500000000000000000000000000000000000 M, 600000000000000000000000000000000000 M, 700000000000000000000000000000000000 M, 800000000000000000000000000000000000 M, 900000000000000000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000000000000000 M, 10000000000000000000000000000000000000 M, 12000000000000000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000000000000000 M, 20000000000000000000000000000000000000 M, 30000000000000000000000000000000000000 M, 40000000000000000000000000000000000000 M, 50000000000000000000000000000000000000 M, 60000000000000000000000000000000000000 M, 70000000000000000000000000000000000000 M, 80000000000000000000000000000000000000 M, 90000000000000000000000000000000000000 M, 100000000000000000000000000000000000000 M, 120000000000000000000000000000000000000 M, 150000000000000000000000000000000000000 M, 200000000000000000000000000000000000000 M, 300000000000000000000000000000000000000 M, 400000000000000000000000000000000000000 M, 500000000000000000000000000000000000000 M, 600000000000000000000000000000000000000 M, 700000000000000000000000000000000000000 M, 800000000000000000000000000000000000000 M, 900000000000000000000000000000000000000 M, 1000000000000000000000000000000000000000 M, 1200000000000000000000000000000000000000 M, 1500000000000000000000000000000000000000 M, 2000000000000000000000000000000000000000 M, 3000000000000000000000000000000000000000 M, 4000000000000000000000000000000000000000 M, 5000000000000000000000000000000000000000 M, 6000000000000000000000000000000000000000 M, 7000000000000000000000000000000000000000 M, 8000000000000000000000000000000000000000 M, 9000000000000000000000000000000000000000 M, 100 M, 12000000000000000000000000000000000000000 M, 15000000000000000000000000000000000000000 M, 200 M, 300 M, 400 M, 500 M, 600 M, 700 M, 800 M, 900 M, 1000 M, 1200 M, 1500 M, 2000 M, 3000 M, 4000 M, 5000 M, 6000 M, 7000 M, 8000 M, 9000 M, 100 M, 12000 M, 15000 M, 200 M, 300 M, 400 M, 500 M, 600 M, 70000000000000

SEDIMENT TRAP TECHNOLOGY AND SAMPLING

Report of the

U.S. GOFS Working Group on Sediment Trap Technology and Sampling

November 1988

George Knauer and Vernon Asper, Co-Chairs
University of Southern Mississippi
Center for Marine Science

U. S. Global Flux Study 10, 73

8.10 Preliminary Results of Preservative Investigations

Rolf Peinert

In-situ degradation of materials collected by sediment traps can severely bias particle flux measurements by altering the biochemical composition of settled particulates and by releasing various compounds into the dissolved phase. Numerous trap deployments by the Kiel Group in different environments and seasons as well as ongoing laboratory studies suggest that *in-situ* preservation/poisoning of trap samples is a must even with short-term deployments to counterwork both microbial degradation and grazing by swimmers.

A sediment trap sample preservation study was carried out with natural trap samples from Kiel Fjord (unpublished data of H. Maske, M. Meyerhofer, IFM Kiel, and R.F.C. Mantoura, IMER Plymouth). Subsamples were treated with different preservations/poisons and different final concentrations (formaldehyde: 0.12 M, 1.7 M; glutaraldehyde: 6 mM, 20 mM; sodium azide: 25 mM, 150 mM; mercuric chloride: 4.4 μ M, 0.25 mM; chloroform: saturated solution). After laboratory storage for 3 weeks at 10°C, preservation was tested for carbon, nitrogen and different pigments. Preliminary results strongly indicate that chloroform interfered with nitrogen measurements and a 20 mM solution of glutaraldehyde biased carbon analyses. Bacterial activity (¹⁴-C glucose respiration) was efficiently suppressed by all agents if applied in high enough concentrations (lower concentrations of sodium azide and mercuric chloride were not sufficient).

Field experiments with floating sediment traps (N.E. Atlantic, 150 m depth, 3 weeks deployment during summer (unpublished data from K. Kremling, IFM Kiel) showed a release of dissolved compounds from collected particulates despite sample preservation by a 1% formaline solution. For biogenic compounds, this is indicated by high nutrient concentrations (PO₄, SiO₄, NO₃) in the supernatant water of the sampling cups. In a second experiment, leaching of heavy metals (Cd, Cu, Co, Ni, Pb) from collected particles yielded high concentrations in the supernatant water. Data for the respective sedimented particulate parameters and for swimmers contaminating the trap sample are not available yet. An educated conservative guess, however, suggests that up to 50% of sediment particulate phosphorous and cadmium (and smaller portions of the other compounds) could have gone into solution. This stresses the importance of measuring dissolved compounds in trap sampling cups after retrieval. Also, cups must be tightly sealed *in situ* after a sampling period to prevent losses by exchange with surrounding water.

Productivity of the Ocean: Present and Past
eds. W.H. Berger, V.S. Smetacek and G. Wefer, pp. 35-48
John Wiley & Sons Limited
© S. Bernhard, Dahlem Konferenzen, 1989

Food Web Structure and Loss Rate

R. Peinert¹, B. von Bodungen¹, and V.S. Smetacek²

¹ Institut für Meereskunde
2300 Kiel, F.R. Germany

² Alfred Wegener Institut für Polar- und Meeresforschung
2850 Bremerhaven, F.R. Germany

Abstract. Seasonal and regional patterns of sedimentation are related to processes in the uppermost water layers of the oceans, that is, new and regenerated production and processes which accelerate the sinking particles or help to retain matter in suspension. During spring blooms, new production results in high losses of phytoplankton cells after nutrient depletion. Grazing by herbivores determines quantity and composition of sinking particles. Whereas swarm grazers promote high loss rates by producing fast-sinking fecal matter, copepod grazing favors retention of matter in productive surface layers. The gearing of herbivorous copepod grazing to spring phytoplankton growth is decisive for the ratio of sedimented to retained essential elements. Retention of matter is most efficient in nutrient-regenerating systems. Retention efficiency will decline with deviations from steady state conditions, brought about by nutrient injections, life cycle-related behavior of dominant grazers, and succession patterns within the heterotrophs. Quantitative budgets of pelagic processes and sedimentation are as yet uncertain, especially with respect to the role played by dissolved organic matter.

**Biomasse und vertikale Verteilung von planktischen
Foraminiferen im Nordostatlantik**

Pilnay, C.

5. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Biomasse und Vertikalverteilung der planktischen Foraminiferen in einem Seegebiet im Nordost - Atlantik (Biotrans-Gebiet 47°-47°30'N/19°-20°W) ermittelt.

Trotz der Tatsache, daß sich die C/N-Messung der planktischen Foraminiferen als zu ungenau erwies und Serienmessungen zur Kohlenstoffanalyse mit einem Infrarot-Analyzer und Chlorophyll Bestimmungen bisher aus technischen Gründen nicht durchgeführt werden konnten, ist es möglich, Aussagen über die Biomasse von planktischen Foraminiferen zu machen

- Die Bestimmung der Aminosäuren von Hydrolysaten der planktischen Foraminiferen mit der HPLC-Methode war bei den quantitativen Stationen und der Einzelanalyse an den dominierenden Arten möglich.
- Eine Beschreibung der vertikalen Verteilung der planktischen Foraminiferen anhand der Parameter Gewicht, Anzahl und der Aminosäuren konnte durchgeführt werden.
- Die artenspezifische Tiefenverteilung zeigte, daß die Symbionten tragenden Formen sich bevorzugt in der euphotischen Zone aufhielten. Die Globorotalien *G. scitula* und *G. hirsuta* traten regelmäßig erst unter 200m auf.
- Das Kohlenstoff zu ATP-Verhältniss liegt bei aktiven planktischen Foraminiferen (kleinwüchsige Arten 110:1 und großwüchsige Individuen 159:1) in den Bereich zwischen benthische Foraminiferen (180:1) und der mehrzelligen Meiofauna (50:1).

- Bei Lebendbeobachtungen konnten Plasmaströmungen und der Transport von kolbenähnlichen Strukturen beobachtet werden.
- Sowohl in den einzelnen Proben der quantitativen Stationen als auch während der Artenanalysen konnte eine Konstanz der Aminosäuren untereinander und zum Gesamtgehalt nachgewiesen werden. Aufgrund dieser MOL%-Konstanz konnten die Aminosäuren als konservativer Parameter angesehen und somit als geeignetes Biomasseäquivalent genutzt werden. Eine weitere Folgerung wäre, daß über eine AS der Hydrolysate der Gesamtgehalt und die Konzentration der einzelnen Aminosäuren bestimmt werden kann.
- Über die Berechnung des organischen Kohlenstoffanteiles durch die Aminosäuren und aufgrund der Annahme, daß dieser Wert 10% des gesamten organischen Kohlenstoffes der Proben ausmacht, wurde die Biomasse einzelner Individuen und der quantitativen Proben der Wassersäule bestimmt. Es ergaben sich für die Bestimmungen an den dominierenden Arten Individualgewichte von 177-254 ng Corg. Die Biomasse in den Vertikalprofilen der Wassersäulen zeigen an der Oberfläche Werte um 40µg Corg und 5µg Corg in der Tiefe.

Group Report

Export Productivity from the Photic Zone

P.J. leB. Williams and B. von Bodungen, Rapporteurs

U. Bathmann	L. Legendre
W.H. Berger	J.-F. Minster
R.W. Eppley	C.S. Reynolds
G.C. Feldman	V.S. Smetacek
G. Fischer	J.R. Toggweiler

GOAL: Modes of Export Production; Responses to Climatic Variation

INTRODUCTION

We met and discussed, as a very diverse group, the factors controlling the export of material from the trophogenic zone of the oceans. We found very quickly, although not surprisingly, that plankton biologists were concerned with what remained in the upper parts of the ocean, rather than what was lost. It is thus to be expected that we are singularly unsure of the details of the very first stage, i.e., the export stage, of the process that eventually leads to the formation of the sediments. In preparing this report we endeavored to establish what we know, that is, the prevailing hypotheses. In doing so the gaps in our knowledge soon became evident and we quickly found ourselves producing a long list of unanswered but key questions.

The terms below will be used frequently in the report and without spending time on their exact definitions it is important to consider their general meaning. For the purpose of our discussion we will take them to mean:

Primary Production (partial synonyms: "productivity," "gross production," etc.): This is taken to be the photosynthetic rate of the phytoplanktonic community.

New Production: Given a confined system, such as the mixed layer of an oceanic area, new production is that part of primary production which has its nitrogen requirement satisfied by the input of exogenous combined

nitrogen. The source of nitrogen could be deep water nitrate (or perhaps, organic nitrogen), nitrogen fixed by nitrogen-fixing organisms or atmospheric input of ammonia or nitrate. In coastal and shelf regions it would also include nutrient input from rivers and sediments. It seems to be equivalent, at least in many instances, to the older term *net (community) production*, although the latter is somewhat more operational, derived from measurements of net oxygen or biomass change over a period of time such as a day or season. There are advantages in retaining these two terms with their somewhat separate meanings.

Export Production: In a general way this refers to the transfer of biogenic material (e.g., by particle settling, dissolved organic matter (DOM) advection, or carried by vertical zooplankton migrations) from one zone in the ocean system to another. As it turns out, this term will be used by different people to refer to essentially a hierarchy of rates and processes because of the various depth horizons and procedures used to determine the exported production. Export production from the primary system, the photosynthetic zone, or on time scales longer than a year will be equal to new production, although they may, or in most cases will, be separated both in space and time.

Limiting Nutrient: This term is used by aquatic ecologists in two ways (see Blackman 1905). One use, originating from the concept of Liebig, presumes that a single chemical factor will eventually arrest the extent growth of an individual or community: it may be a major cellular constituent (nitrogen, phosphorus) or a trace metal (iron, molybdenum, etc.). If the environment is supplemented with this chemical then the population will grow, and if the supplementation is continued then control will eventually shift to another factor. In this context the empirical relationship between the major plankton constituents is important (the rationalization of Redfield (1958)) for it enables us, from an inspection of the initial composition of an environment, to anticipate what might eventually limit the extent of growth of the planktonic community. This does not concern itself with the rate growth of the community. The other use of the term "limiting nutrient" is in what may be referred to as the "Monod" sense, i.e., the factor limits the *rate* rather than the *extent* of growth. In this case, strictly, the factor does not need to be chemical; it could be physical (e.g., light). In principle, in the latter case, more than one factor can limit at one time, and during growth the control may shift from one nutrient to another.

Physikalische Grundlagen neuer Klimamodelle

AGF Dokumentation 6 (1989)

2. Die marine Komponente (Bernt Zeitzschel)

Die Erforschung des globalen Kohlenstoffkreislaufs im Meer bildet angesichts der in den letzten 100 Jahren ständigen Erhöhung der CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre neuerdings ein zentrales wissenschaftliches Anliegen (Bröcker 1987, IGBP 1988).

Der Weltozean, der etwa 71 Prozent der gesamten Erdoberfläche bedeckt, spielt als Senke von natürlich und durch Menschen produziertem CO_2 (hauptsächlich durch die Verbrennung von fossilen Brennstoffen) eine entscheidende Rolle im globalen CO_2 -Haushalt. Derzeitige Daten lassen vermuten, daß die Ozeane etwa die Hälfte der fünf bis sechs Gigatonnen Kohlenstoff (10^9 Tonnen) aufnehmen, die jährlich zusätzlich als CO_2 in die Atmosphäre gelangen.

Die Kohlenstoffakkumulation im Meer geschieht durch drei Mechanismen, nämlich

- die Löslichkeitspumpe, indem vornehmlich in den höheren Breiten - insbesondere im Nordatlantik - CO_2 in großen Mengen im kalten Seewasser gelöst und durch das absinkende Tiefenwasser im Weltozean in größeren Tiefen transportiert wird. Die Verweilzeiten des CO_2 im Tiefenwasser werden auf einige hundert Jahre geschätzt. Um die Umwälzraten genau zu bestimmen, muß das Stromsystem im Weltozean erforscht und modelliert werden, wie es im Rahmen des World Ocean Circulation Experiments (WOCE) geplant ist;
- die Karbonatpumpe, indem durch planktische Organismen, unter anderem Coccolithophoriden, Foraminiferen und Pteropoden, ein Teil des

CO_2 über HCO_3^- mit Ca^{2+} -Ionen gebunden wird. Der Chemismus der Kalkbildung und Kalklösung besonders in größeren Tiefen ist kompliziert und noch nicht vollständig erforscht. Zu diesem Zweck muß das gelöste anorganische Gesamt- CO_2 bestimmt werden. Diese Forderung ist mit beträchtlichen analytischen Herausforderungen verbunden, da geringe Zunahmen von einem μmol pro Liter und Jahr vor dem natürlichen Hintergrund von etwa 2000 μmol pro Liter zu ermitteln sind;

- die Produktionspumpe (gemeinsam mit der Karbonatpumpe als „Biologische Pumpe“ bezeichnet), indem durch die Photosynthese des Phytoplanktons in der oberen lichtdurchfluteten Zone des Ozeans ca. 20 Gigatonnen Kohlenstoff (als CO_2) gebunden werden. Bei der Primärproduktion spielen die Faktoren Licht, Stabilität der Wassersäule und Nährsalzkonzentration die wesentliche Rolle. CO_2 ist im Wasser „normalerweise“ ein nicht begrenzender Stoff für biologische Prozesse. Wieviel des „anthropogenen“ CO_2 durch die Primärproduktion des Phytoplanktons gebunden wird, ist noch ungeklärt. Ebenso bestehen nur Vermutungen, inwieweit die Zufuhr von Nährsalzen und Spurenstoffen aus der Atmosphäre die pflanzliche Produktion im Ozean stimuliert.

Zur Erforschung der ozeanischen Komponente des globalen Kohlenstoffkreislaufes wurde die Joint Global Ocean Flux Study (SCOR 1987) als internationales Programm ins Leben gerufen.

Die durch Photosynthese gebildete partikuläre Substanz wird in der Wassersäule modifiziert. Der vertikale Partikelfluß, der auch als „Exportproduktion“ bezeichnet wird, führt zu einer Akkumulation von anorganischem und organischem Kohlenstoff im Sediment, der heute etwa eine Gesamtmenge von 72.000.000 Gigatonnen ausmacht. Für die Exportproduktion ist die Primärproduktion ausschlaggebend. Neue Berechnungen der Primärproduktion aus den jahreszeitlichen Sauerstoffmaxima für die großen subtropischen Wirbeln, die bisher als die Wüsten der Ozeane angesehen wurden, führten zu erheblich höheren Werten als die räumlichen und zeitlichen Integrationen auf der Grundlage konventioneller Inkubationsmethoden. Dieses überrascht umso mehr, als letztere die Gesamtproduktion bestimmen, während die Berechnung aus den jahreszeitlichen Sauerstoffmaxima nur die neue Produktion angeben. Durch die bisherigen Messungen des Partikelflusses, der ein Äquivalent der neuen Produktion ist (Eppley and Peterson 1979, Eppley 1989), konnten die höheren Produktionswerte jedoch nicht bestätigt werden. Vielmehr stimmen die Partikelflußmessungen sehr gut mit den ^{14}C -Produktionsbestimmungen aus Inkubationsflaschen überein.

Dieses Mißverständnis kann durch die Bildung von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOM) bei der Pri-

märproduktion und dessen Abbau in verschiedenen Wassertiefen entstehen. Hierfür sprechen die hohen Werte für DOM, die kürzlich für den Pazifik berichtet wurden (Suzuki et al. 1985; Sugimura and Suzuki 1988). Die vertikale Verteilung der DOM und deren Zusammensetzung (C:N 6-7:1) lassen vermuten, daß bis zu 80 Prozent der Nitratremineralisierung, der Respiration organischer Substanz und des Sauerstoffverbrauches unterhalb der Thermokline dem Abbau von abwärts transportierter DOM zuzuordnen sind (Toggweiler 1988). Auch diese Messungen konnten bisher noch nicht in vollem Umfange bestätigt werden, denn es fehlen Kenntnisse über die genaue Zusammensetzung sowie die Entstehung, die Verteilung und den Abbau von Biomasse.

Selbst wenn sich die neuen Werte nicht in voller Höhe bewahrheiten sollten, ist sicher, daß der Kreislauf der DOM in Studien des biogeochemischen Materieflusses nicht vernachlässigt werden darf (Williams and Druffel 1988).

Zur Bestimmung der globalen Primärproduktion werden zur Zeit Algorithmen erarbeitet und überprüft, die das von Satelliten in geeigneten Wellenlängenbereichen gemessene zurückgestreute Sonnenlicht verwenden. Im Jahre 1991 soll eine neue Generation multispektraler Radiometer von Satelliten eingesetzt werden, um weltweit die Chlorophyllkonzentrationen im Oberflächenwasser mit einer guten Genauigkeit zu bestimmen. Hierfür sind eine große Zahl von „sea-truth“-Daten zur Eichung notwendig.

Die bisher erzielten Ergebnisse mit dem Coastal Zone Colour Scanner (CZCS auf NIMBUS 7) haben noch eine Ungenauigkeit von 30 Prozent bei der Chlorophyllbestimmung und von etwa 100 Prozent bei der Errechnung der Primärproduktion. Verbesserungen werden durch die Ausnutzung der natürlichen oder durch künstliche Lichtquellen (Laser) erzeugte Fluoreszenz des Phytoplanktons erwartet. In diesem Bereich werden in der Bundesrepublik Deutschland Forschungsarbeiten durchgeführt, die demnächst in die Praxis umgesetzt werden können.

Mit den bisher häufig angewandten eindimensionalen Ozeanmodellen konnten Auswirkungen von Veränderungen des atmosphärischen CO_2 -Gehaltes in Zeitskalen von 1000 Jahren simuliert werden. Mittlerweile können auch dreidimensionale Modelle ausreichender biogeochemischer Datensätze eingesetzt werden, die sowohl im Euler'schen als auch im Lagrange'schen System arbeiten. Diese im wesentlichen grobmaschigen, isopyknischen Konzepte umfassen ganze Ozeanbecken und berechnen die geographischen Veränderungen der Primärproduktion und des Partikelflusses. Schwierigkeiten bereiten unter anderem die vorzuschreibenden Randbedingungen, die aus Messungen oder speziellen Berechnungen gewonnen werden müssen.

Schlußfolgerungen und Empfehlungen

Um die Rolle der Ozeane im Klimasystem sachgerecht in Modellen darzustellen, müssen noch umfangreiche fächerübergreifende Studien vorgenommen werden. Die vorhandenen Modelle des globalen Kohlenstoffkreislaufes können wegen fehlender Meßdaten nicht hinreichend überprüft werden. Ferner sind Prozeßstudien notwendig, um die komplexen Zusammenhänge in der marinen Biogeochemie zu verstehen. Um diese Mißstände zu beheben, müssen folgende Forschungsthemen zügig bearbeitet werden:

- Untersuchung des CO_2 -Systems an der Grenzfläche Ozean- Atmosphäre.
- Saisonale und regionale Untersuchungen zur Produktion und Modifikation von partikulärer Substanz in der Deckschicht des Ozeans (Reduktion von CO_2 durch Photosynthese, Aggregatbildung, Wechselwirkung Phytoplankton - Zooplankton, mikrobieller Abbau)
- Karbonatbildung durch planktische Organismen (Coccolithophoriden, Foraminiferen, Pteropoden) und ihr Nutzen als Signatur der organischen Substanz
- Partikelfluß in der Wassersäule (Exportproduktion), Fluß von anorganischen und organischen Spurenstoffen (Adsorption, Bindungsformen), Chlorkohlenwasserstoffe als Modellsubstanzen - Biomarker
- Rolle der gelösten organischen Substanz (DOM) insbesondere von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC) und Gelbstoff (Anwendung von natürlichen und markierten stabilen Isotopen)
- Biologischer Kohlenstoffumsatz in der bodennahen Wasserschicht und am Boden der Tiefsee bis zum Kontinentalhang als Folge des Partikeleintrags aus der Wassersäule (Aktivitätsmessungen, Umsatzprozesse)
- Akkumulation und Festlegung von gelöster und partikulärer Substanz im Sediment (Schicht bis circa einem Meter Tiefe, Abbildung der Produktion am und im Boden, Signaturen der organischen Substanz, biogeochemische Austauschprozesse - Porenwasser, Datierung langfristiger und kurzfristiger Ereignisse)
- Verbesserung der Modelle zur Erfassung und Vorhersage globaler biogeochemischer Prozesse (Kohlenstoffkreislauf) anhand archivierter und neu gewonnener Datensätze bei ständiger Kooperation zwischen den messenden und modellierenden Arbeitsgruppen.

LITERATUR

- Aselmann, I., Lieth, H., 1983:
The implementation of agriculture productivity into existing global models of primary productivity. Mitt. Geolog. Paläontolog. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderband 55, 107-118
- Berger, W.H., Fischer, K., Lai, C., and Wu, G., 1988:
Ocean productivity and organic carbon flux. I. Overview and maps of primary production and export production. SIO Ref. 87-30, 67 pp.
- Broecker, W.S., 1987:
Unpleasant surprises in the greenhouse? Nature 328, 123-126
- Coale, A. J., 1974:
The history of human population. Sci. Amer. 231, 41-51
- Degens, E. T. et al., (eds.), 1982 ff:
Transport of carbon and minerals in major world rivers. Mitt. Geolog. Paläontolog. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderband 52ff.
- Eppley, R.W., and Peterson, B.J., 1979:
Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature 282, 677-680.
- Eppley, R.W., 1989:
New production: History, method, problems, 85-97. In: Berger, W.H., Wefer, G., and Smetacek, V. (Eds.): Productivity of the ocean: present and past. Dahlem Konferenzen. John Wiley & Sons
- Esser, G., 1987:
Sensitivity of global carbon pools and fluxes to human and potential climatic impacts. Tellus 39B, 245-260
- Esser, G., 1989:
Stoffhaushalt landwirtschaftlicher Intensivkulturen im Rahmen von LOTREX 10E/HIBE 88. Verh. Ges. Ökol. (im Druck)
- Esser, G., Kohlmaier, G. H., 1989:
Modelling terrestrial sources of nitrogen, phosphorus, sulfur, and organic carbon to rivers. In: Kempe (ed.), Biogeochemistry of Major World Rivers, SCOPE Report, Kap. 14 (im Druck)
- Esser, G., Lieth, H., Clüsener Godt, M., 1989:
Assessment of P, K, Ca dynamics during land use changes. Springer Verlag (im Druck)
- FAO-Unesco, 1974 ff:
Soil map of the world. Vol. I-X, Unesco Paris
- Houghton, R. A., Hobbie, J. E., Melillo, J. M., Moore, B., Peterson, B. J., Shaver, G. R., Woodwell, G. M., 1983:
Changes in the carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 and 1980: A net release of CO₂ to the atmosphere. Ecol. Monogr. 53, 235-262
- IGBP, 1988:
The international Geosphere-Biosphere Programme: A study of Global Change, 200 pp. IGBP Report 4
- Richards, J. F., Olson, J. S., Rotty, R. M., 1983
Development of a data base for carbon dioxide releases resulting from conversion of land to agricultural uses. Institute for energy analysis, Oak Ridge Ass. Universities, ORAU/IEA-82-10(M); ORNL/TM-8801
- SCOR, 1987:
The Joint Global Ocean Flux Study - background, goals, organization, and next steps. Scientific Committee on Oceanic Research, 42 pp.
- Strain, B. R., Sionit, N., 1982:
Direct effects of carbon dioxide on plants: A bibliography. Department of Botany, Duke Univ., Durham, NC 27706. Report N.R.F. (DEB 78-23640)
- Sugimura, Y., and Suzuki, Y., 1988:
A high temperature catalytic oxydation method for the determination of non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of liquid sample. Mar. Chem. 24, 105-131
- Suzuki, Y., Sugimura, Y., and Itoh, T., 1985:
A catalytic oxydation method for the determination of total nitrogen in seawater. Mar. Chem. 16, 83-97
- Toggweiler, J.R., 1988:
Deep-sea carbon, a burning issue. Nature 334, 468
- Williams, P.U., and Druffel, E.R.M., 1988:
Dissolved organic matter in the ocean: comments on a controversy. Oceanography 1, 14-17
- Zinke, P. J., Stangenberger, A. G., Post, W. M., Emanuel, W. R., Olson, J. S., 1984:
Worldwide organic soil and nitrogen data. ORNL/TM-8857, Environmental Sciences Div. Publ. No. 2212. Oak Ridge, Tenn.

Verbreitung, Produktion und Sedimentation
von Diatomeen
in der Grönlandsee

Diplomarbeit

vorgelegt von
Katharina Arndt

Kiel im August 1990

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen von Untersuchungen des Projektes A1 im Sonderforschungsbereich 313 der Universität Kiel zum vertikalen Partikelfluß aus dem Pelagial wurden in der vorliegenden Arbeit die Verbreitung, Produktion und Sedimentation von Diatomeen im Jan Mayen-Strom (Grönlandsee), etwa 50 sm nördlich der Arktischen Front, untersucht.

Anhand des bearbeiteten Probenmaterials konnten drei verschiedene Entwicklungsstadien der Diatomeenpopulation von Beginn der Wachstumsperiode bis in den Frühsommer beschrieben werden.

Im Packeis zeigten die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons, die Nährsalzverteilung sowie die Sedimentation (Jahresverankerung OG 2, Position: 72°35.00 N 10°31.00 W) deutlich, daß von Beginn der Wachstumsperiode an (etwa März / April) eine Gemeinschaft aus verschiedenen Flagellaten das Phytoplankton bis in den Juni dominierten.

Von den Diatomeen, die während dieser Phase von untergeordneter Bedeutung waren, sedimentierten bis in 500 m Wassertiefe überwiegend Zellen der Gattung Thalassiosira und pennate Diatomeen. Aus einem Sedimentationszeitraum von etwa 50 Tagen kann auf eine minimale Biomasse der Diatomeen von 2300 Zellen dm^{-3} innerhalb einer euphotischen Zone von 30 m Tiefe für diesen Zeitraum geschlossen werden.

Unter den Arten der Gattung Thalassiosira war eine bisher aus dieser Region nicht beschriebene Art (T. angustelineata) besonders häufig. Bei den pennaten Diatomeen handelte es sich sehr wahrscheinlich um eponthische Arten.

In der Nähe des Packeisrandes dauerte die Sedimentation dieser Diatomeen noch weiter an. Die gleiche Artenzusammensetzung von sedimentierten Diatomeenzellen wurde bis Anfang Juli in den oberen 500 m der Wassersäule an einer Kurzzeitverankerung registriert (OG 2A, Position: 72°06.60 N 08°27.10 W). Im Pelagial stellten die Diatomeen, gegenüber der Packeisregion, einen größeren Anteil an der Phytoplanktonpopulation.

In größerer Entfernung vom Packeisrand wurde entlang einer Driftstrecke von treibenden Sedimentfallen (Driftbahn bei etwa 72°06.00 N und 08°50.00 W bis 07°10.00 W) eine deutliche Zunahme der Biomasse von Diatomeen beobachtet. Diese Zunahme im Pelagial beruhte in erster Linie auf den Arten Rhizosolenia hebetata f. semispina, Rhizosolenia alata und Nitzschia closterium, während die Sedimentation der Diatomeen weiterhin von Arten der Gattung Thalassiosira dominiert wurde.

Während des gesamten Driftzeitraums stieg der Anteil der Diatomeen an der Phytoplanktonbiomasse von 2% auf 45%. In den letzten Tagen des Driftexperiments korrelierte die Zunahme der Diatomeenbiomasse mit einer Phase erhöhter Neuer Produktion. Dabei lag der Anteil der Diatomeenproduktion an der gesamten Primärproduktion bei >50%.

Für Rhizosolenia hebetata f. semispina, R. alata und Nitzschia closterium wurden maximale Wachstumsraten von 1.23, 1.66 bzw. 1.26 d⁻¹ berechnet. Die für die gesamte Diatomeenpopulation ermittelte Rate lag bei maximal 0.78 d⁻¹.

Die stark erhöhten Wachstumsraten dieser drei Diatomeenarten zum Ende des Driftexperiments fiel mit einer Temperaturerhöhung des Oberflächenwassers von 1.1 auf 2.3°C zusammen. Für diese Arten wurden bisher die Gewässer der Norwegischen See als Hauptverbreitungsgebiet beschrieben; obwohl sie sich im gesamten Untersuchungsgebiet entwickelten, kann es im zweiten Abschnitt des Driftexperiments zur Advektion von Oberflächenwasser aus dem Bereich der Arktischen Front gekommen sein.

Im gesamten Untersuchungsgebiet wurde eine große räumliche Heterogenität der abiotischen und biotischen Parameter in der euphotischen Zone angetroffen. Die detaillierte Analyse der Artenzusammensetzung, insbesondere der Diatomeen, zeigt jedoch, daß diese Heterogenität kleinräumige Unterschiede in der frühsommerlichen Entwicklung des pelagischen Systems in diesem Meeresgebiet widerspiegelt.

Copepod grazing potential in late winter in the Norwegian Sea – a factor in the control of spring phytoplankton growth?

U. V. Bathmann¹, T. T. Noji², B. von Bodungen³

¹ Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven, Federal Republic of Germany

² Marinebiologisk Avdeling, Marine Biology Department, Boks 2550 Sør Tromsøya, N-9001 Tromsø, Norway

³ Sonderforschungsbereich 313, Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

ABSTRACT: During a winter cruise in the Norwegian Sea, vertical distribution of zooplankton as well as grazing and defecation by calanoid copepods from different water layers were investigated. An enriched population of natural phytoplankton ($> 4 \mu\text{g chl a l}^{-1}$) served as food in grazing and defecation experiments. Results from chl *a* measurements and cell counts of the food medium before and after incubation with copepods as well as from HPLC analyses of copepod gut contents and scanning electron microscopy of the faecal pellets collected during these experiments revealed that copepods from the upper water layer (0 to 200 m) were potential active feeders. Copepods from the water layers of their maximum abundance (below 500 m) did not feed. Results implied that grazing of copepods already present in surface waters (surface overwinters) in late winter/early spring is a vital factor affecting the pelagic biological regime in spring.

Bestand und Sedimentation von planktischen Foraminiferen im Europäischen Nordmeer

Diplomarbeit

vorgelegt von Insa Bock

März 1990

5. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde der Bestand und die Sedimentation der planktischen Foraminiferen im Jan-Mayen Strom ($72^{\circ}12'N$ $09^{\circ}W$ bis $72^{\circ}54'N$ $07^{\circ}W$) mit Hilfe von Multinetzfängen und Falleneinsätzen in mehreren Tiefenhorizonten in Driftexperimenten und einer Kurzzeitverankerung untersucht.

- Das Maximum in der Tiefenverteilung der Foraminiferen lag auf allen Stationen zwischen 100m und 200m Tiefe.
- Die Hauptbestandsbildner waren die Arten *Neogloboquadrina pachyderma* und *Globigerina quinqueloba*. Beide Arten besaßen Größenklassenmaxima zwischen 100µm und 125µm.
- Die Verteilung und Sedimentation der Foraminiferen wurde stark durch ein saisonal bedingtes Reproduktionsverhalten und nicht durch Verhungern aufgrund von Nahrungsmangel geprägt.
- Es traten hohe Tot-Anteile im Bestand der Foraminiferen auf. Dies deutet auf eine Sommersituation hin, in der die Foraminiferen bereits reproduziert haben.

- An der Sedimentation waren vor allem die Arten *N. pachyderma* und *G. quinqueloba* beteiligt. Andere Arten traten nur vereinzelt auf. *N. pachyderma* besaß Größenklassenmaxima zwischen 150µm und 250µm, und *G. quinqueloba* zwischen 125µm und 175µm. Sedimentierte Foraminiferen zeigten im Mittel deutlich größere Schalendurchmesser als die Tiere in den Multinetzfängen. Dieser Umstand weist ebenfalls auf eine erfolgte Reproduktion hin.

- Lebende Tiere traten in der Falle des Kurzzeitdrifters und in der 100m-Falle des Langzeitdrifters bis zum 4.7.89 auf, danach sedimentierten nur noch tote kalzifizierte Tiere in hohen Anzahlen. Auch dieses ist ein Hinweis auf eine laufende oder schon vollzogene Reproduktion.

- Der Langzeitdrifter wies die höchste Sedimentationsrate in der 100m-Falle auf. Die Sedimentation nahm über die Zeit zu mit einem Maximum am 6.7.89. Anschließend ging die Sedimentation wieder zurück. Die Sedimentationsraten der Foraminiferen lagen zwischen 1000 und 8000 $N\ m^{-2}d^{-1}$.

- Ein Tag/Nacht-Rhythmus in der Sedimentation der Foraminiferen konnte nicht beobachtet werden.

- In der 100m-Falle der Kurzzeitverankerung sedimentierten viele lebende Tiere der Art *N. pachyderma*. Diese Tiere sind vermutlich im Verlauf einer reproduktionsbedingten Migration aktiv in die Falle gelangt. Es trat eine starke Abnahme der Sedimentation zwischen 100m und 300m Tiefe bedingt durch den Einfluß der Migration auf. Unterhalb 300m trat keine wesentliche Abnahme der Sedimentation bis zum Meeresboden auf.

- In allen bearbeiteten Proben trat fast ausschließlich die linksgewundene Variante der Art *N. pachyderma* auf (polare Form).

Abstracts for the Ocean Sciences Meeting February 12-16, 1990

OS11A-8 1020H

Plankton development and vertical particle flux in June/July 1989 in the south-western Greenland Sea, METEOR 10/3

B. V. Bodungen, E. Bauerfeind, W. Koeve and B. Zeitzschel (all at: Institut f. Meereskunde, Düsternbrooker Weg 20, D2300 KIEL, FRG; Tele-mail: B.ZEITZSCHEL)

Hydrographical and biogeochemical parameters were measured along the track of drifting particle traps, deployed in 50, 100 and 300m in the Jan Mayen Current in the proximity of the ice edge. Additionally particle flux to the sea floor (2200m) was monitored with 5 traps in a 10 days-mooring. Traps drifted 30 nautical miles in mainly easterly direction. Depending on the extent of meltwater different vertical distributions of biomass and nutrients were encountered. Absolute nutrient levels indicated that spring development of phytoplankton was in a late stage. Biomass ranged between 1.0 and 2.5 $\mu\text{g Chla/l}$. During the investigation *Phaeocystis* became the dominant genus in phytoplankton. Particle flux was low (1 to 3% of chlorophyll standing stock in the euphotic zone per day). Composition of sedimented matter changed from mainly faecal pellets of *Calanus hyperboreus* (CV-stage) to phyndetritus aggregated around *Phaeocystis* colonies towards the end of the experiment. This change occurred when traps drifted into a water body with higher chlorophyll biomass ($>4\mu\text{g Chla/l}$). In the deeper traps of the short-term mooring ($>300\text{m}$) a large proportion of the particles consisted of diatom debris.

What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux

R.S. Lampitt¹, T. Noji² and B. von Bodungen²

¹ Institute of Oceanographic Sciences, Deacon Laboratory, Wormley, Godalming GU8 5UB, Surrey, England

² Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Düsterbrookweg 20, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

Abstract

Copepod faecal pellets have often been considered as rapid transporters of material out of the euphotic zone. Laboratory experiments on their degradation and sinking rates support this view, but field data on the distribution and flux of pellets through the water column present contradictory evidence. We suggest that due to the exclusion of metazoans from previously published degradation experiments, such studies may have little relevance to the natural environments. In 1987–1988 we carried out experiments using adult copepods of mixed species but dominated by *Centropages hamatus* collected in Kiel Bight (FRG). We have demonstrated that copepods can be highly adept at breaking up their own pellets while ingesting only a small proportion, a behaviour we define as "coprorhexy". The microbiota is probably unable to cause significant modification to faecal pellets before they are fragmented within a few hours of their production. Thereafter, microbial remineralisation will become important. Many of the "difficult" field data can be readily explained if the process of coprorhexy is taken into account and, indeed, breakage of large particles by crustacean zooplankton may be an important process in modifying material transport in the ocean. Copepods appear to perform coprorhexy by removing the peritrophic membrane with its attached bacterial flora and this may then be ingested. We speculate on the nutritional value of such a behaviour and the possible significance of "ghost" pellets, consisting of a membrane with little or no apparent solid content.

Zum Silikathaushalt des Pelagials im Europäischen Nordmeer

Diplomarbeit

vorgelegt von

Monika Puch

Kiel, März 1990

5. ZUSAMMENFASSUNG

Während der Meteor-Reise M10/3 wurden im Juni/Juli 1989 Untersuchungen zum Gehalt an gelösten und partikulären Silikat sowie zur Sedimentation silikathaltiger Partikel durchgeführt. Es wurden 13 Proben im Jan Mayen-Strom bei etwa 72° N und 8° W ausgewertet. Aus treibenden Sinkstofffallen in 60 m, 100 m und 300 m, aus einer Kurzzeitverankerung mit Fallen in 100 m, 300 m, 500 m, 1000 m, und 2000 m sowie aus einer Jahresverankerung mit einer Falle in 500 m wurde die Sedimentation des partikulären Silikates bestimmt.

METHODISCHE ASPEKTE

- Der Aufschluß des biogenen partikulären Silikates mit 0.1 M NaOH bei +85 °C war nach 2 h vollständig erfolgt. Der Einfluß von lithogenem Material während dieser Aufschlußzeit lag bei etwa 6% bis 8%.
- Die Analysenmethode ist sowohl für niedrige P_{Si}-Konzentrationen wie z.B. im ozeanischen Bereich als auch für größere P_{Si}-Konzentrationen wie z.B. aus Kulturen und in Sinkstofffallen geeignet. Kulturversuche mit unterschiedlichen Diatomeenmengen ergaben einen Wiederfund von 96% bis 97%.

- Das Ergebnis des Abbaubversuches mit Material aus der Kurzzeitverankerung war eine deutliche Abnahme der Lösungsrate des sedimentierten P_{Si} schon nach 3 Monaten. Nach drei Monaten betrug das Verhältnis $P_{Si}^* : (P_{Si} + P_{Si}^*)$ zwischen 1.6% und 6.5 % für die verschiedenen Unterproben.
- Die Analysen im Überstandswasser der Fallengläser nach 2- bis 3-monatiger Lagerung der Proben zeigten generell, daß bei höheren Mengen an partikulärem Silikat auch hohe Konzentrationen an gelöstem Silikat vorlagen. Der relative Anteil des gelösten Silikates war umgekehrt proportional zu der Menge des gesamten Silikates.
- Ein Vergleich zwischen Proben, die an Bord analysiert wurden und solchen, die nach 3-monatiger Lagerung bearbeitet wurden, ergab, daß eine Korrektur der P_{Si}-Sedimentation durch die Konzentrationen im Überstandswasser zu realistischen Werten führt.

FELDUNTERSUCHUNGEN

- Die Driftbahn des Langzeitdrifters kann anhand der Silikatkonzentrationen in drei Abschnitte eingeteilt werden. Der erste Abschnitt war durch höhere Biomassen und niedrigere Nährsalzkonzentrationen gegenüber dem zweiten Abschnitt gekennzeichnet. Während des dritten Abschnittes nahm die Biomasse wieder zu und die Nährsalzkonzentrationen ab.
- Die tägliche P_{Si}-Sedimentationsrate war in 60 m am geringsten. In 100 m bzw. 300 m war sie im Mittel 18 bzw. 13 mal höher. Die P_{Si}-Sedimentationsrate war in 60 m relativ konstant. In 100 m und 300 m nahm die Sedimentation nach drei Tagen sprunghaft zu und blieb bis zum Ende der Untersuchung auf hohem Niveau. Dieser Anstieg in der P_{Si}-Sedimentation in 100 m und 300 m Tiefe verlief parallel zu einer erhöhten Sedimentation von Kotballen.
- Der Silikatanteil des sedimentierenden Materials war in 100 m und 300 m Tiefe ca. fünfmal größer als in 60 m (20% bzw. 4%).

- In der Kurzzeitverankerung wurden in 100 m und 300 m vergleichbare Mengen an P_{Si} wie in den 100 m- und 300 m-Fallen des Langzeitdrifters gefunden. In der Kurzzeitverankerung betrug der Anteil der P_{Si}-Sedimentation nur 11% an der Gesamtsedimentation.
- Die Abnahme der P_{Si}-Sedimentation mit der Tiefe betrug bei dem Langzeitdrifter zwischen 100 m und 300 m 30% und bei der Kurzzeitverankerung 50% im gleichen Tiefenintervall.
- Die P_{Si}-Sedimentationsrate in 500 m Tiefe an der Jahresverankerung nahm von Anfang September bis Ende Oktober konstant ab. Die Winterwerte waren immer kleiner als 1 mg P_{Si} m⁻²d⁻¹. Die Sedimentation der Fröhjahrsblüte setzte nach dem 8.5.89 ein. Der Hauptanteil des P_{Si} wurde von Diatomeen gestellt.
- Die Bilanzierung des Silikates wurde durch die kleinräumige Heterogenität im Untersuchungsgebiet erschwert. Die Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, daß mehr als 50% der Partikel, die die euphotische Zone verlassen, in den oberen 500 m der Wassersäule gelöst werden.

Bleil, U. & Thiede, J. (eds.) Geologic History of the Polar Oceans:
Arctic versus Antarctic.
Nato ASI Series C, Kluver Acad. Publ., 337-361

**NORWEGIAN - ICELAND SEAS: TRANSFER FUNCTIONS BETWEEN MARINE
PLANKTIC DIATOMS AND SURFACE WATER TEMPERATURE**

H. SCHRADER and N. KOC KARPUZ

Geological Institute, Avd. B

University of Bergen

Allégaten 41

N-5007 Bergen, Norway

ABSTRACT. Marine planktic diatoms are abundant and diverse in 42 sediment surface samples of the Iceland, southern Greenland and Norwegian Seas. A total of 42 species were distinguished. Q-mode factor analysis applied to 42 samples with 16 selected diatom species yielded 4 factors. Mapping of these factors showed their close affinity to hydrographic regimes; these are the Iceland, the Intermediate, the Atlantic - Norwegian Current and the East Iceland Current. Paleoecological transfer functions were defined to estimate August and February sea-surface temperatures from core-top diatom assemblages in the temperature range of -1.7 to 13.4 °C. The standard errors of estimate are better than ± 1.2 °C. None of the factors shows a good correlation to productivity.

Zu Vorkommen und Sedimentation von Coccolithophoriden im Europäischen Nordmeer

Diplomarbeit von Andrea Schröder (1990)

Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Diplomarbeit wurden sieben Wassersäulen-Profile und die zugehörigen Oberflächensedimente auf einem Ost-West Transekt vom Vöring Plateau über Jan Mayen zum Scoresby Sund quer zu den drei Oberflächenwassermassen (atlantisches Wasser, arktisches Mischwasser, polares Wasser) bearbeitet. Die Beziehungen zwischen Biozönosen, Sinkgemeinschaften und Taphozönosen von Coccolithophoriden innerhalb bzw. unterhalb dieser Wassermassen wurden untersucht.

Die Biozönosen der Coccolithophoriden im Europäischen Nordmeer sind an vorhandene Oberflächenwassermassen gebunden. Im atlantischen Wasser kann eine hohe Diversität beobachtet werden (bis zu 16 Arten). Das arktische Oberflächenwasser in der Islandsee weist eine geringere Diversität (max. 6 Arten) mit einer Dominanz von *Emiliania huxleyi* auf. *Syracosphaera* sp. A scheint ebenfalls an dieses etwas kältere Wasser adaptiert zu sein. Die polaren Wassermassen des Ost-Grönlandstromes zeichnen sich durch eine stark eingeschränkte Gemeinschaft aus (*Coccolithus pelagicus*, *Crystallolithus hyalinus*, *Papposphaera sagittifera*).

Die in der Wassersäule im Sinkbereich beobachteten Coccolithenverteilungen zeigen ähnliche Gemeinschaften, wie die akkumulierten Taphozönosen. Es wird vermutet, daß im Jahresgang im Osten tatsächlich eine Dominanz von *E. huxleyi* zu beobachten ist und im Westen von *C. pelagicus* und diese Dominanz noch hervorgehoben wird durch das überwiegend höhere Lösungspotential der anderen in der Wassersäule auftretenden Arten.

Die akkumulierten Taphozönosen in den Oberflächensedimenten enthalten nur einen geringen Teil der Biozönose. Es treten zwei dominierende Arten (*C. pelagicus* im Bereich des arktischen Oberflächenwassers, *E. huxleyi* im Bereich des atlantischen Wassers mit untergeordneten Anteilen von *C. pelagicus*, *Calcidiscus leptoporus* und *Gephyrocapsa muelleri*) auf. In den Sedimenten unter dem polaren Oberflächenwasser fehlen Coccolithen. Der Vergleich der Beobachtungen der Wassersäule mit den akkumulierten Taphozönosen im Sediment zeigt, daß kein strikter vertikaler Zusammenhang gegeben ist zwischen der Verbreitung der Arten in den Sedimenten und in den Oberflächenwassermassen.

Prinzipiell wird festgestellt, daß die Arten, die das Sediment tatsächlich erreichen, palökologische Aussagen erlauben. Jedoch kann das Fehlen von Coccolithophoriden in Sedimenten nicht ihr Fehlen in den überlagernden Oberflächenwassermassen implizieren.

Untersuchung zum Vorkommen und zur Nahrungsökologie

von Copepoden in der Grönlandsee

Diplomarbeit

von

Ute Zeller

vorgelegt im April 1990

6. Zusammenfassung

Im Sommer 1989 wurden während der Meteorreise M10/3 im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 (Teilprojekt A1) Untersuchungen zur Nahrungsökologie und Vorkommen von Copepoden in der Grönlandsee durchgeführt.

Mittels der Magenfluoreszenz-Methode wurde die Ausscheidungsrate (gut clearance rate) und der Freßdruck von *C. hyperboreus* (C.V-Stadium und C.VI-Weibchen) auf den Phytoplankton-"standing stock" sowie auf die Primärproduktion an der Packeiskante und im eisfreien Bereich der Grönlandsee bestimmt.

Die Zusammensetzung des Zooplanktons wurde an Hand von Multinetzfängen für verschiedene Tiefenintervalle ausgewertet. Die Copepoden der Art *Calanus hyperboreus* war die dominante Form im Mesozooplankton. In den oberen 75 m der Wassersäule lag der Anteil dieser Art am Bestand des Mesozooplanktons generell über 60% (nach Anzahl). *C. finmarchicus* und *C. glacialis* machten zwischen 11% und 40% des Bestandes aus. Omnivores- und carnivores Mesozooplankton stellten bis auf wenige Ausnahmen nur 1% des Bestandes.

Die unterschiedliche Zooplanktondichte von 26 Tiere m^{-3} auf 980 Tiere m^{-3} , in den obersten 150 m, deutet auf eine fleckige Verteilung (Patchiness), deren mögliche Ursache in den Strömungsverhältnissen der Grönlandsee liegen könnte. Die Bestandsdichte des gesamten Mesozooplanktons war sehr variabel. Für die Art *C. hyperboreus* wurden Individuendichten zwischen 384 und 46596 Tieren m^{-2} gefunden.

Die Untersuchungen zum Tag-Nachtrhythmus von *C. hyperboreus* zeigten, daß keine aktive Wanderung in der Wassersäule stattfand. Die meisten Tiere waren in der Wassertiefe von 0-50 m anzutreffen. Auch für die Nahrungsaufnahme wurden keine Unterschiede zu verschiedenen Tageszeiten angetroffen.

Experimente zur Ausscheidungsrate des Mageninhaltes wurden mit C.V und C.VI-Stadien von *C. hyperboreus* gemeinsam durchgeföhrt. Die C.VI-Stadien waren ausschließlicb Weibchen. Die gemessene Anfangskonzentration im Magen von *C. hyperboreus* C.V und C.VI-Weibchen lagen zwischen 3.85 und 25.80 ng Chl_a-äquiv pro Tier. Es wurde weder eine Korrelation zwischen Chlorophyllkonzentration im Wasser zur Ausscheidungsrate noch zum Aufenthaltsort der Tiere (Packeiskante bzw. eisfreie Region) gefunden.

Die Nahrungsaufnahme (ingestion rate) lag im Bereich von 0.11% und 1.73% des Körper-Kohlenstoffgehaltes pro Tag, und war offensichtlich unabhängig vom Nahrungsspektrum.

Der berechnete Freßdruck für die dominanten Copepodenarten (*C. finmarchicus* C.V und C.VI-Weibchen und *C. hyperboreus* C.IV, C.V und C.VI-Weibchen) lag zwischen 1% bis 5% des täglichen Wegfraß an der Primärproduktion. An der Station 657 ist der hohe Freßdruck von 68% der Primärproduktion pro Tag auf eine hohe Zooplanktondichte und eine niedrige Primärproduktion zurückzuführen.

Ein Vergleich mit anderen Untersuchungen aus der Grönlandsee zeigt, daß bei vergleichbaren Phytoplanktonkonzentrationen der ermittelte Freßdruck im gleichen Bereich liegt. Der in dieser Untersuchung festgestellte Freßdruck liegt dabei im unteren Teil dieses Bereiches.

Die dominante Art des Mesozooplanktons der Grönlandsee (*C. hyperboreus*) weist ein dreijährige Generationszeit aus. Da die Ingestionsraten der einzelnen Entwicklungsstadien stark voneinander abweichen, kann von einem unterschiedlichen Freßdruck von Jahr zu Jahr, bedingt durch den Entwicklungszustand der *C. hyperboreus* Population, ausgegangen werden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde festgestellt, daß die Bedeutung des herbivoren Zooplanktons für die Frühjahrsentwicklung des Phytoplanktons und der Sedimentation in der Grönlandsee von geringerer Bedeutung ist, gegenüber z.B. im benachbarten Norwegen Becken.

Progress in Oceanography

in the Press;

Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea

ULRICH V. BATHMANN¹, ROLF HENERT², THOMAS T. NOJI² and BODO V. V. BODUNGEN²

¹Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-2850, Bremerhaven

²Sonderforschungsbereich 313, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel 1, FRG.

Abstract - A 17 month record of vertical particle flux of dry weight, carbonate and organic carbon were 25.8, 9.4 and 2.4 g.m⁻².y⁻¹, respectively. Parallel to trap deployments, pelagic system structure was recorded with high vertical and temporal resolution.

Within a distinct seasonal cycle of vertical particle flux, zooplankton faecal pellets of various sizes, shapes and contents were collected by the traps in different proportions and quantities throughout the year (range: 0-4500 10³.m⁻².d⁻¹). The remains of different groups of organisms showed distinct seasonal variations in abundance. In early summer there was a small maximum in the diatom flux and this was followed by pulses of tintinnids, radiolarians, foraminiferans and pteropods between July and November.

Food web interactions in the water column were important in controlling the quality and quantity of sinking materials. For example, changes in the population structure of dominant herbivores, the break-down of regenerating summer populations of microflagellates and protozooplankton and the collapse of a pteropod dominated community, each resulted in marked sedimentation pulses.

These data from the Norwegian Sea indicate those mechanisms which either accelerate or counteract loss of material via sedimentation. These involve variations in the structure of the pelagic system and they operate on long (e.g. annual plankton succession) and short (e.g. the end of new production, sporadic grazing of swarm feeders) time scales. Connecting investigation of the water column with a high resolution in time in parallel with drifting sediment trap deployments and shipboard experiments with the dominant zooplankters is a promising approach for giving a better understanding of both the origin and the fate of material sinking to the sea floor.

1. INTRODUCTION

Annual cycles of pelagic sedimentation have been reported for several oceanic environments (e.g. DEUSER and ROSS, 1980; HONJO, 1980; KARL and KNAUER, 1984; DEUSER, 1986; MARTIN, KNAUER, KARL and BROENKOW, 1987; HONJO, MANAGNINI and WEFER, 1988). These cycles often show marked seasonal peaks of material leave the upper water layers following the spring bloom. Post spring bloom sedimentation, as reported for shelf ecosystems (SMETACEK, 1985), the Antarctic (V. V. BODUNGEN, SMETACEK, TILZER and ZEITZSCHEL, 1986), the Porcupine Seabight (BILLET, LAMPITT, RICE and MANTOURA, 1983) and the open eastern North Atlantic (LOCHTE and TURLEY, 1988) is thought to be triggered by nutrient depletion at the end of periods of new production (LEGENDRE and FEVRE, 1989).

In addition to the post spring bloom sedimentation, pulses of sinking matter have also been recorded in summer (WEFER and HONJO, 1985) and autumn (NOJI, PASSOW and SMETACEK, 1986). The particles associated with these pulses of sinking matter must differ both in quality and quantity. Moreover, such sedimentation events must result from processes other than phytoplankton bloom termination and be the consequences of changes in the functioning of the pelagic communities of the upper water column. ✓

Here we present data on pelagic sedimentation on the Voering-Plateau (eastern Norwegian Sea) over a two year period. Some of the mechanisms which control the vertical flux patterns are derived from short-term investigations of the water column. These studies were carried out during the Joint Research Programme 313 at Kiel University entitled: "Sedimentation in the Norwegian Sea".

2. MATERIAL AND METHODS

Since 1986 there have been continuous deployments of sediment traps at 67°45'N, 05°29'E (Fig.1) on the Voering Plateau in the Norwegian Sea (HUNERT, BATHMANN, VON BODUNGEN and NOJI, 1987) at 500 + 25m below the sea surface, 800m above the sea floor (1,300m depth). Each trap is a funnel-shaped collector (opening diameter of 72.5cm). Sampling intervals have ranged between 7 days and 3 weeks. Samples were initially split and size fractionated (<63µm, 63-300µm, >300µm). Each split subsampled was filtered onto preweighed glass fiber filters (Whatman GF/F), rinsed with distilled water and dried for 4 hours at 65°C and then weighed. The carbonate (CO₃) content of each split was determined by reweighing the filters after decalcification by holding them for 48h over fuming HCl. The carbon content was measured with a CHN-Analyzer (HP185b) on the precombusted glass fiber filters (Whatmann GF/F). E/

FIGURE 1

Planktonic cells and detrital particles were enumerated under an inverse microscope (UTERMÖHL, 1958). Subsamples for scanning electron microscopy (SEM, Cambridge 150B) were filtered onto membrane filters (0.45µm pore size), rinsed with distilled water, dehydrated through a graduated alcohol series (95%), air dried and coated (25nm thick gold-palladium layer); for details see BATHMANN and LIEBEZEIT (1986). w

3. RESULTS

Annual maximum in the pelagic flux (in terms of dry weight, carbonate and particulate organic carbon) occurred between June and August in both 1986 and 1987 (Fig.2). The mean annual sedimentation rate (dry weight) was 85mg.m⁻².d⁻¹ (range 10 to 310mg.m⁻².d⁻¹) which accounted for a total annual flux of 25.82g.m⁻² of which nearly 50% (9.43g.m⁻²) consisted of carbonate (Fig.2). However, in September 1986 and May 1987 the carbonate contribution to total sedimentation increased to 75%. In contrast to the variability of the carbonate flux, the fraction of organic matter was constantly about 10% (2.43g POC.m⁻².y⁻¹). b

FIGURE 2

The numbers of diatom cells (Fig.3) collected by sediment traps were surprisingly small (2 10⁵ cells m⁻².d⁻¹) relative to the numbers usually collected in traps during a bloom (e.g. 10⁹ cells m⁻².d⁻¹, PARSONS, TAKAHASHI and HARGRAVE, 1984). The only

exception was a pulse of sedimenting diatoms ($1.5 \cdot 10^6$ cells $m^{-2}d^{-1}$) in May 1987. During 1986 and 1987 no other pulse of diatom sedimentation was observed.

FIGURE 3

italics
Three groups of planktonic protozoans (tintinnids, Foraminifera and Radiolaria) were important components in trap samples (Fig.4). The maxima in the fluxes of tintinnids and planktonic Foraminifera (the latter dominated by *Neogloboquadrina pachyderma* and *GLOBIGERINA BULLOIDES*; $3 \cdot 10^5 m^{-2}d^{-1}$ and $1 \cdot 10^5 m^{-2}d^{-1}$, respectively) occurred during mid-summer in both years (Fig.3). Foraminifera also contributed to winter sedimentation rates ($0.5 \cdot 10^5 m^{-2}d^{-1}$, Fig.3). Various radiolarian species were identified in trap samples (e.g. *Sagoscena* spp., *Acanthosphaera* spp., *Helotholus* spp., Fig.4). In 1986 the maximum in the radiolarian flux (max: $1.3 \cdot 10^5 m^{-2}d^{-1}$) occurred later in the year (September) than those of the other protozoans. Whereas in 1987, the radiolarian flux remained low throughout the year ($0.1 \cdot 10^5 m^{-2}d^{-1}$).

FIGURE 4

Superscript
Shells of the pteropod *Limacina retroversa* were the only important remains of calcareous metazoan plankton in the trap samples (Fig.4). They showed a peak sedimentation rate of $8 \cdot 10^3 m^{-2}d^{-1}$ between August and November 1986 (Fig.3). In 1986, pteropod shells were rarely collected by the traps although the flux rates for carbonate were still high (Fig.2). This high carbonate flux probably resulted from a flux of coccoliths, as indicated by the few observations made with the scanning electron microscope. These observations, however, could not be confirmed using the light microscope.

June
mu mu
Three different forms of faecal pellets were distinguished in the trap samples. The copepod faecal pellets were most abundant in June 1986 (Fig.3) and mostly contained unidentifiable amorphous material (Fig.4), but small numbers of coccoliths were found. A second type of pellet was ovoid (Fig.3) which varied considerably in size (length: 150-3500 μm ; width: 30-650 μm). These pellets contained mostly coccoliths and few diatom frustules (Fig.4). The most likely source of these pellets are planktonic ostracods which are abundant in deep water layers (WIBORG, 1954; NOJ, 1989). The third abundant group of faecal pellets are minipellets which were found throughout all seasons (Fig.3). Their flux ($>4 \cdot 10^3 m^{-2}d^{-1}$) reached a maximum one month after the maximum copepod pellets flux. The minipellets contained coccoliths, diatoms and amorphous material (Fig.4).

In general, there was a shift both in the mass flux and in species composition from which the sedimenting material was derived from early spring to late winter which can be explained in terms of biological interactions within the plankton community. In addition, however, there was an interannual difference between 1986 and 1987 which must have been climatically driven but whose cause can only be speculated.

4. DISCUSSION

The general pattern of the annual vertical particle flux is the result of complex interactions within the pelagic community. WIBORG (1954) reports that zooplankton stocks in the Norwegian Sea near weather ship "M" have a strong annual cycle in the surface layers with a maximum abundance in May/June and a minimum in January. Copepods are the most abundant zooplankters in these layers. Our investigations have shown that the activities of zooplankton organisms had a strong impact both on the mass

6 flux of pelagic sedimentation and the species-specific sedimentation rates in the years 1986/1987. Spring sedimentation rates are low with little phytodetritus leaving the euphotic zone. Protozoan remains exceeded the amount of phytoplankton remains in the trap material by a factor of about 10. Skeletal material of tintinnids, Foraminifera and Radiolaria dominated the identifiable trap material between June and August, when the contemporaneous plankton samples also showed them to be dominating the plankton assemblage (U. BATHMANN, unpublished data). As mentioned above, the sinking of phytodetritus was not notable as impact on pelagic sedimentation. Whereas in the Porcupine Seabight region of the Northeast Atlantic, the spring bloom of diatoms results in a visually recognisable seasonal sedimentation maximum (BILLETT, LAMPITT, RICE and MANTOURA, 1983), in the Norwegian Sea there is no such bloom (PEINERT, BATHMANN, NOJI and VON BODUNGEN, ~~in press~~). EI 1987

The specific composition of the pelagic community inhabiting the euphotic zone reflects the prevailing hydrographic regime (LEGENDRE and LE FEVRE, 1989). During June and July 1986, although there was still some new production based on winter accumulated nutrients, the near surface pelagic community was predominantly sustained by recycled nutrients to which small Protozoa (ciliates) presumably make a substantial contribution (PEINERT, BATHMANN, NOJI and VON BODUNGEN, 1987). The observed sedimentation maxima of these small heterotrophs could result from a switch from one regenerating pelagic community to another. The increase in vertical flux which occurs as a result of such a collapse is an export of heterotrophic secondary production.

6 Another event heralding change in pelagic system structure was observed early fall 1986, when pteropod shells occurred in large numbers in the traps. Although not observed in fall 1987, this nevertheless may be a recurrent seasonal event on the Voering Plateau. A similar pulse was observed in the Lofoten Basin by WEFER and HONJO (1985), and in 1988 it occurred again on the Voering Plateau (U. BATHMANN and B.V. BODUNGEN, unpublished data). Only one species (*Limacina retroversa*) contributes to these pteropod sedimentation pulses on the Voering Plateau. In other areas, two or even more pteropod species contribute (near Bear Island, Norwegian Sea, CARSTENS, 1988; Sargasso Sea, ALMOGO-LABIN, HEMLEBEN and DEUSER, 1988) which each show a different respective seasonal sedimentation maxima. The latter authors postulate that the maximum pteropod fluxes lag 1 to 1.5 months behind maximum organic carbon fluxes. They attribute this to the animals' life spans, because flux of pelagic suspension feeders and trappers shows some delay relative to enhanced primary production (RICHTER, 1983; PARSONS, TAKAHASHI and HARGRAVE, 1984; GILMER and HARBISON, 1986). If this holds true also for our investigation area, the recorded mass sedimentation of *L. retroversa* in the Norwegian Sea between August and November would suggest maximum pelagic production occurs between July and October.

6 Feeding of copepods sometimes serves to retain organic matter in the upper 200m of the water column (BATHMANN, NOJI, PEINERT and VOSS, 1987). For example, copepod feeding on faecal pellets (coprorhexy, LAMPITT, NOJI and V. BODUNGEN, ~~in press~~) hinders pellet mass sinking in steady state situations. Thus, the vertical flux of copepod faecal pellets in the upper water column in the investigation area is strongly related to the abundance, vertical distribution and size spectrum of the dominant copepod ~~Calanus~~ *Calanus finmarchicus*. Pursuing this argument, BATHMANN, NOJI, PEINERT and VOSS (1987) and PEINERT, BATHMANN, V. BODUNGEN and NOJI (1989) hypothesize that as this copepod 1990 Calanus

stops feeding and undertakes an ontogenetic migration into deep water layers before entering diapause, there is a consequential increase in the downward flux of faecal pellets in the Norwegian Sea, as observed in the sediment trap data in early summer 1986. In deep water layers, the detrital material is repacked into oval-shaped fast sinking pellets (BATHMANN, NOJI, PEINERT and VOSS, 1987). A similar repacking of sinking faeces also was recorded in the Antarctic, where the contribution of krill faecal strings to the flux decreased from 250 to 1000m depth and similar oval pellets began to be collected by the traps at greater depth (v. BODUNGEN, FISCHER, NÖTHIG and WEFER, 1987). Whereas, in the Norwegian Sea, because the copepods are more widely dispersed, the rain of sedimentation is more uniform in space and time. But regardless of these two different types of feeding strategy in the euphotic zone, the flux in deep water at both locations is intercepted and repacked by deep-living detritivores. This highlights our lack of knowledge of deep-water detrital feeders which alter quality and quantity of sinking material and hence modify the signal in deep water originating from the euphotic zone.

In summary, the annual pattern of pelagic sedimentation in the eastern Norwegian Sea is highly influenced by pelagic heterotrophic activity. There is a maximum in sedimentation in late summer, one to two months after the time of the maximal primary production. Consequently, the vertical particle flux is dominated by the remains of the heterotrophs and contains only little phytomaterial. This in turn should increase the relative importance of chemical compounds which are more closely associated with the secondary rather than the primary producers.

5. ACKNOWLEDGEMENTS

We gratefully acknowledge the help of the masters, officers and crews of the RV *Poseidon* and RV *Meteor* in mooring and recovering the sediment traps. Our thanks to H. Reimann, M. Mempel and S. Schuldt in helping with the SEM-micrographs. We thank J. Lenz, B. Zeitzschel and M. Angel for careful and constructive reading of the manuscript. This research was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft, through the SFB 313-TP A1. Publication No. 225 of the Sonderforschungsbereich 313 of Kiel University.

6. REFERENCES

- ALMOGI-LABIN, A., C. HEMLEBEN and W.G. DEUSER (1988) Seasonal variation in the flux of euthecosomatous pteropods collected in a deep sediment trap in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research*, 35, 441-464.
- BATHMANN, U. and G. LIEBEZEIT (1986) Chlorophyll in copepod faecal pellets: changes in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. *Marine Ecology*, 7, 59-73.
- BATHMANN, U.V., T.T. NOJI, R. PEINERT and M. VOSS (1987) Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Marine Ecology Progress Series*, 38, 14-51. 1990
- BATHMANN, U.V., T.T. NOJI and B. v. BODUNGEN (in press) Copepod grazing potential in late winter in the Norwegian Sea - a factor in the control of spring growth? *Marine Ecology Progress Series*, 60, 225-233.
- BILLETT, D.S.M., R.S. LAMPITT, A.L. RICE and R.F.C. MANTOURA (1983) Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature*, London, 302, 520-522.
- BODUNGEN, B.V., V.S. SMETACEK, M.M. TILZER and B. ZEITSCHHEL (1986) Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. *Deep-Sea Research*, 33, 177-194. T25

- BODUNGEN, B.V., G. FISCHER, E.-M. NÖTHIG and G. WEFER (1987) Sedimentation of krill faeces during spring development of phytoplankton in Bransfield Strait, Antarctica. In: *Particle flux in the Ocean*, E.T. DEGENS, E. IZDAR and S. HONJO, editors, Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, Sonderband 62, 243-257.
- CARSTENS, J. (1988) *Verteilung planktischer Foraminiferen in Oberflächenwässern der Framstrasse, Nordatlantik*. Diplom Arbeit, Universität Bremen, 1-55.
- DEUSER, W.G. (1986) Seasonal and interannual variations in deep-water particle fluxes in the Sargasso Sea and their relation to surface hydrography. *Deep-Sea Research*, 33, 225-246.
- DEUSER, W.G. and E.H. ROSS (1980) Seasonal change in the flux of organic carbon to the deep Sargasso Sea. *Nature*, London, 283, 364-365.
- GILMER, R.W. and G.R. HARBISON (1986) Morphology and field behaviour of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Periclididae (Gastropoda: Thecosomata). *Marine Biology*, 91, 47-57.
- HONJO, S. (1980) Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones. *Journal of Marine Research*, 38, 53-97.
- HONJO, S., S. MANAGNINI and G. WEFER (1988) Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. *Deep-Sea Research*, 35, 1223-1234.
- KARL, D.M. and G.A. KNAUER (1984) Vertical distribution, transport and exchange of carbon in the northeast Pacific Ocean: evidence for multiple zones of biological activity. *Deep-Sea Research*, 31, 221-243.
- LAMPITT, R., T.T. NOJI and B.V. BODUNGEN (1990) What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Marine Biology*, 104, 15-23.
- LEGENDRE, L. and J. LE FEBRE (1989) Are hydrodynamical singularities important in the global production of the ocean. In: *Productivity of the ocean: present and past*, W.H. BERGER, V.S. SMETACEK and G. WEFER, editors, Dahlem Konferenzen, Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 49-63.
- LOCHTE, K. and C.M. TURLEY (1988) Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature*, 333, 67-69.
- MARTIN, J.H., G.A. KNAUER, D.M. KARL and W.W. BROENKOW (1987) Vertex: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Research*, 34, 267-285.
- NOJI, T. (1989) *Influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea*. Dissertation Univ. Kiel, 181pp.
- NOJI, T., U. PASSOW and V. SMETACEK (1986) Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. I. Development and sedimentation of phytoplankton blooms. *Ophelia*, 26, 333-349.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI and B. HARGRAVE (1984) *Biological Oceanographic Processes*, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford, 1-330.
- PEINERT, R., U. BATHMANN, B. V. BODUNGEN and T. NOJI (1987) The impact of grazing on spring bloom growth and sedimentation in the Norwegian current. In: *Particle flux in the ocean*, E.T. DEGENS, E. IZDAR and S. HONJO, editors, Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, Sonderband 62, 149-164.
- PEINERT, R., B. V. BODUNGEN and V.S. SMETACEK (1989) Food web structure and loss rates. In: *Productivity of the ocean: present and past*, W.H. BERGER, V.S. SMETACEK and G. WEFER, editors, Dahlem Konferenzen, Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- RICHTER, G. (1983) Lebensformen und Nahrungsketten der Hochsee. Teil 2. *Natur und Museum*, 113, 166-177.
- SMETACEK, V.S. (1985) The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. *Estuaries*, 8, 145-157.
- UTERMÖHL, H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen Internationaler Verhandlungen der Limnologie*, 9, 1-38.
- WEFER, G. and S. HONJO (1985) Seasonal particle flux in the Lofoten Basin, Norwegian Sea. *Terra Cognita*, 5, 90.

FIG.1. Map of the Voering Plateau in the eastern Norwegian Sea. Position of the long term sediment trap mooring (•).

FIG.2. Seasonal patterns of pelagic sedimentation in terms of dry weight, carbonate (CO_3) and particulate organic carbon (POC) at 500m water depth on the Voering Plateau.

FIG.3. Seasonal patterns of pelagic sedimentation of dry weight and various particles (from microscopical countings).

FIG.4. Scanning electron micrographs of particles in trap samples (compare with Fig.3):

- a) diatom
- b) tintinnids
- c) foraminiferans
- d) radiolarian
- e) pteropod
- f) copepod faecal pellet
- g) oval faecal pellet
- h) minipellet

Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea

Christian Samtleben & Torsten Bickert

Geologisch-Paläontologisches Institut, Universität Kiel

Olshausenstr. 40-60, D-2300 Kiel, F.R. Germany

Abstract

The fine fraction of surface sediment samples in the Norwegian Sea shows an unexpectedly high amount of calcareous nanoplankton. Investigations, using time-series sediment traps in the Lofoten Basin (69°N , 1983/84), near Bear Island (75°N , 1984/85) and in the Fram Strait (78°N , 1984/85) should provide information about the accumulation of this material in relation to the strong seasonality of biological production. Coccolith identification and counting, by means of a scanning electron microscope, indicated that the coccolith assemblages in the traps consist almost entirely of the two species Emiliana huxleyi and Coccolithus pelagicus. These species dominated the flux rate of the nanoplankton carbonate. A further eight species only made minor contributions to the flux.

In the Lofoten Basin a distinct seasonality could be recognized in both standing crop and carbonate flux. Also the relationship between the two main species and the proportion of intact coccospheres showed an annual cycle. In the sample series of the two northerly traps the seasonality was less distinct. In general, the coccolith flux decreases towards the North. This was particularly evident for the smaller species E. huxleyi, while the number of massive C. pelagicus coccoliths - and so the coccolith carbonate flux - diminished only slightly.

Additional investigations on water samples from the Norwegian Sea revealed species compositions that differed greatly from those in the sediment traps. This suggests that selective processes acting before and change the relative species proportions during sedimentation.

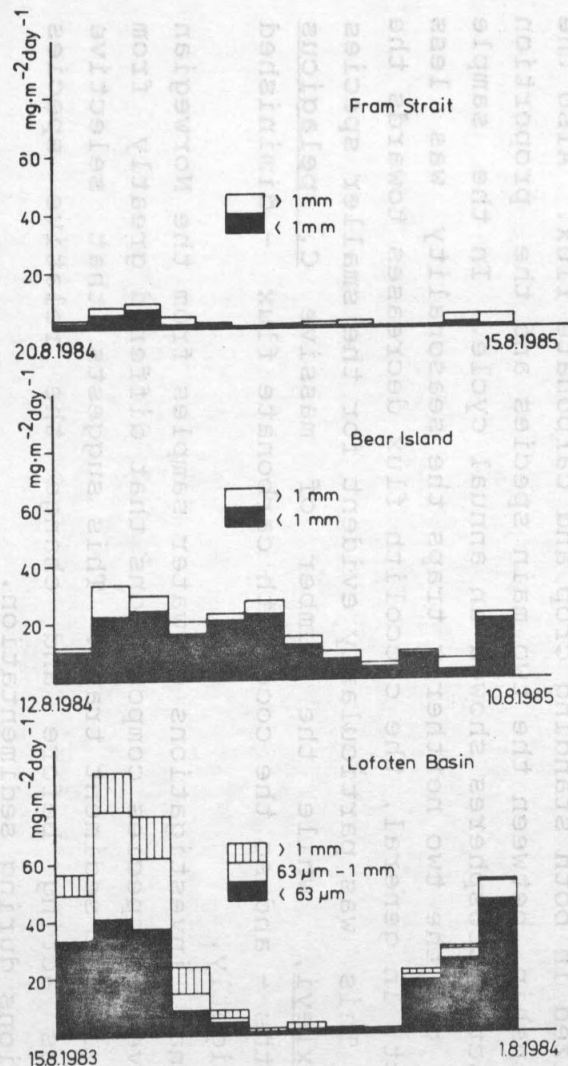


Fig.10: Carbonate flux

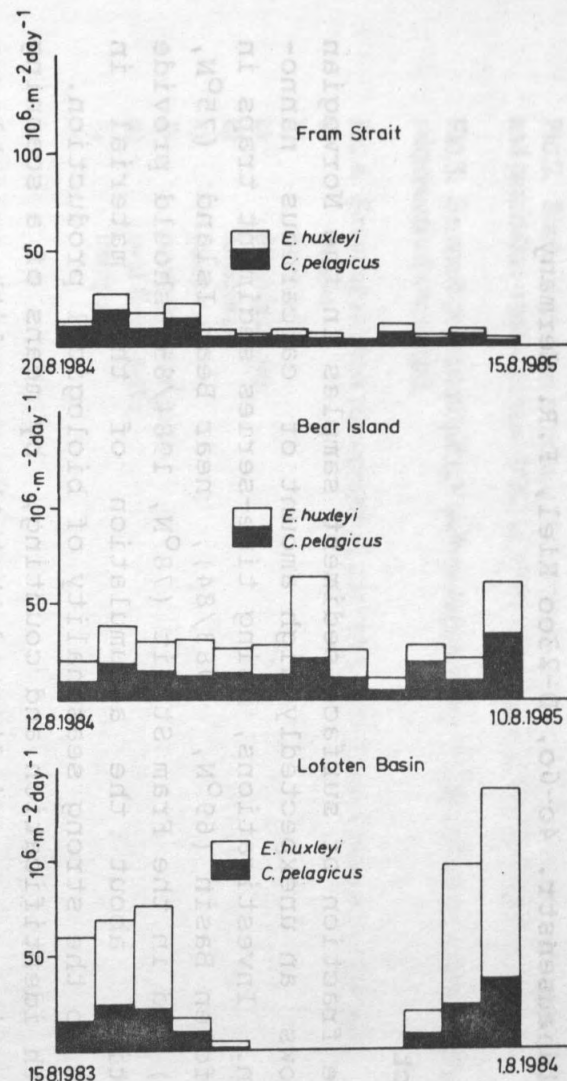


Fig.11: Coccolith flux

Comparison of the sediment traps

Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantic

PAUL WASSMANN, ROLF PEINERT AND VICTOR SMETACEK

Wassmann, P., Peinert, R. & Smetacek, V. 1990: Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar North Atlantic. Polar Research

Pelagic systems are potentially capable of retaining and recycling all autochthonous organic material, although, some losses due to sinking particles inevitably occur. Relating processes in the surface layers quantitatively to vertical particle flux is difficult because only a small percentage of the total production is lost annually via sinking in the open ocean. Further, only a few types of particles contribute to this flux and only a small proportion of these may actually reach greater depths.

Measurements of vertical flux with sediment traps indicate spatial and temporal variations that reflect imbalances in the relationship between processes of particle formation and degradation. The most extensive data base has been collected with deep moored sediment traps which clearly show seasonal and regional patterns also within the northeastern North Atlantic. The classical pattern of spring bloom sedimentation followed by reduced loss rates thereafter has been found in shelf and shallow water regions such as the Norwegian Coastal Current and fjords and is also encountered in the Barents Sea. In the Norwegian Sea, however, the seasonal pattern appears different as the seasonal maximum has been observed during late summer/autumn.

Whereas the physical environment determines nutrient availability and hence the particles potentially available for sedimentation, the

relationship between phyto- and zooplankton governs the seasonal pattern and composition of vertical flux. We present scenarios for the potential impact of common organisms with different life strategies and feeding types on sedimentation patterns to explain trap recordings. Herbivores with life-cycle strategies involving over-wintering of large biomass and predictable seasonal appearance (copepods, euphausiids) will have a different impact than opportunistic organisms with very low over-wintering biomass (e. g. salps, pteropods). The latter exhibit much greater interannual biomass variation and may thus contribute to interannual variability of the vertical flux. We compare the potential impact of different grazers on phytoplankton biomass build-up and sedimentation patterns in different regions of the northeastern North Atlantic. We speculate that shelf systems of similar latitude are generally comparable with respect to their flux patterns and also share similarities with marginal ice zones. Open ocean systems such as the Norwegian Sea and the Subarctic Pacific, however, exhibit different patterns.

Paul Wassmann, Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø, P.O. Box 3083 Guleng, N-9001 Tromsø, Norway; Rolf Peinert, Sonderforschungsbereich 313, Christian-Albrechts-Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany; Victor Smetacek, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven, Federal Republic of Germany.

P.W. was supported by the Norwegian Research Council for Science and the Humanities (NAVF). This publication is a contribution from the Norwegian Research Programme for Marine Arctic Ecology (PRO MARE), No. XXX of the Sonderforschungsbereich 313, University of Kiel and No. XXX of the Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven.

SEDIMENTATION OF PTEROPODS IN THE NORWEGIAN SEA IN AUTUMN

ULRICH V. BATHMANN¹, TOM T. NOJI² AND BODO VON BODUNGEN²

¹Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, 285 Bremerhaven, FRG.

²Sonderforschungsbereich 313, Universität Kiel, 23 Kiel 1, FRG.

ABSTRACT

Pteropod vertical distribution on the Vøring Plateau (eastern Norwegian Sea) was recorded during a three week drifting experiment during August 1988. Parallel to sampling of hydrographical, chemical, and biological properties of the water column, sediment traps recorded vertical pelagic flux at five depth strata. Pteropods (*Limacina retroversa*) dominated the zooplankton and reached maximum values ($> 13,600$ individuals m^{-3}) in the upper 25 m of the water column; the size spectrum shifted from small (< 1 mm) towards large (> 3 mm) specimens during the study.

Vertical flux at 100 m depth increased from 600 mg dry weight $m^{-2} d^{-1}$ to 1,000 mg dry weight $m^{-2} d^{-1}$ to the end. Trap material during the first sampling intervals consisted primarily of phytoplankton and protozoans aggregated within pteropod feeding nets. Thereafter, the increase in flux rates was associated with empty shells of pteropods in the size class 1 to 3 mm indicating mortality prior to mass sinking. Particle flux during the investigation period totalled 0.2 g C m^{-2} and 1.4 g carbonate m^{-2} equivalent to 8 % and 15 % of annual flux recorded in the area in 1988. Through their feeding, reproduction and subsequent mortality pteropods were the main contributors to vertical particle flux in the eastern Norwegian Sea during 1988.

INTRODUCTION

Long-term records of vertical particle flux in the Norwegian Sea demonstrate that the annual cycle of pelagic sedimentation is related to successional patterns within the pelagic community with peak fluxes during summer and autumn (BATHMANN *et al.*, in press). In the central Atlantik (DEUSER, 1987) spring maxima characterize annual flux patterns; apparently biological factors are responsible for the shift of the annual maxima to other seasons in the eastern Norwegian Sea. Grazing of copepods was shown to prevent development of a phytoplankton spring bloom and its subsequent sedimentation (PEINERT *et al.*, 1987). A few weeks later the ontogenetic downward migration of these copepods enhanced

vertical faecal pellet flux (BATHMANN *et al.*, 1987) which triggered increased respiration at the sea-floor (GRAF, 1989). The high autumn flux rates in the eastern Norwegian Sea (HONJO *et al.*, 1988, BATHMANN *et al.*, in press) coincide with the annual maximum abundance of the euthecosomateous pteropod *Limacina retroversa* (WIBORG, 1955; NOJI, 1989). The population originates from surface waters of the North Atlantic (REDFIELD, 1939; ØSTVEDT, 1955) where they are transported northeastward in cold-core Gulf Stream rings (WORMUTH, 1985). The contribution of pteropods to sedimentation is of geochemical significance (BERNER and HONJO, 1981) because aragonite, the chemical form of carbonate of pteropod shells, dissolve rapidly. The presence of pteropod shells in sediments (DIESTER-HAAS and V.D. SPOEL, 1978) must hence be explained by mass, rapid vertical transport of which data are not available.

We studied the impact of these pteropods on pelagic system structure and vertical particle flux during an expedition with the RV METEOR in autumn 1988 in the Norwegian Sea. Detailed investigations of water column properties were conducted in two day intervals near drifting sediment traps in the vicinity of the Vøring Plateau (eastern Norwegian Sea, Fig. 1). The aim was to resolve the regulatory influence of pteropod feeding and reproduction on carbon transport out of the euphotic zone.

MATERIAL AND METHODS

Water column properties were sampled in the vicinity of the sediment traps immediately prior to trap recovery. Vertical profiles for conductivity and temperature were recorded with a CTD-probe (Neill-Brown) to a depth of 20 m above bottom. Secchi-disc readings were taken to calculate the depth of the euphotic zone (Parsons *et al.* 1984). Water samples (12-litre Niskin bottles) taken from 12 to 21 depths were analyzed for the following parameters: inorganic nutrients (NO_3^- , Si(OH)_4 , PO_4^{3-}) using an autoanalyzer according to GRABHOFF (1981), oxygen (GRABHOFF, 1981), chlorophyll *a* (chl *a*) analyzed spectrophotometrically (EDLER, 1979) and calculated using the equations of JEFFREY and HUMPHREY (1975), particulate carbon and nitrogen on precombusted GF/F glass fibre filters with a Heraeus CHN-Analyzer. Phytoplankton cells were identified under an inverse microscope and cell volume and carbon biomass were calculated according to EDLER (1979). Primary production was measured by means of the ^{14}C - method under simulated *in situ* light conditions using a deck incubator.

Zooplankton was sampled after CTD-probing by means of a multinet (Hydrobios, Kiel, FRG) equipped with 5 nets. Sampling was repeated

up to three times at each station to allow a fine resolution (5 to 13 depths intervals) of vertical distribution of zooplankters in the water column (Table 1,2). Zooplankton was stored in 4 % buffered (borax, methanol) formaldehyde until final identification and counting to species level (copepods to developmental stages, pteropods according to size classes) under a dissection microscope. To measure carbon content of representative (dominant) zooplankters, pteropods and copepods of various lengths and species were removed prior to conservation of the sampling material. The individuals were placed onto precombusted (500 °C, 2h) glassfibre filters (Whatman GF/F), rinsed three times (distilled water) and stored at - 35 °C. Particulate carbon measurements were made as for the water samples described above.

A drift experiment was carried out on the Vøring Plateau between 17 and 29 August of 1988. At the beginning of the experiment, one array consisting of two floating sediment traps (single sample traps as described in BATHMANN *et al.*, 1987) at 50 and 100 m water depth was deployed over the western part of the Vøring Plateau. The array was marked by a pen-like surface floater equipped with radio (27 MHz), flash light and radar reflector which helped to relocate the array every second day for changing sampling glasses. Positions and time of the drifting track during the experiment are summarized in Fig. 1b. Simultaneously, a moored array of four sediment traps was deployed at 1,300 m depth on the central Vøring Plateau (Fig. 1) between 13 and 29 August. Multisample traps were deployed at 100 and 250 m water depth and programmed in two day sampling intervals. Single sample traps were located in 500 and 1,000 m; therefore only one integrated flux sample is available for each of these depths during this experiment.

All sedimented material was poisoned *in situ* in the collecting jars of the traps (250 ml) with 1 ml of saturated HgCl_2 in a filtered seawater (38 ‰) solution. Collected material was stored in a refrigerator and later split in the laboratory by means of a rotating splitter into aliquots. Total flux rates, carbon and carbonate fluxes were determined after filtration of aliquots onto glassfibre filters (Whatman GF/F) according to PEINERT *et al.* (1987). Particles were identified and counted by means of an inverse microscope according to UTERMÖHL (1958). For scanning electron microscopy (Leitz DS-130) sediment trap material was carefully transferred onto membrane filters (Nucleopore, 0.2 μm pore size), rinsed with distilled water and gradually dehydrated using a water-alcohol dilution series according to BATHMANN and LIEBEZEIT (1986).

RESULTS

Hydrographical and chemical features

The hydrographical properties on the Vøring Plateau in August 1988 were rather stable (Fig. 2). The mixed layer of the water column was characterized by temperatures higher than 12 °C and salinities less than 34.8 ‰ indicating the influence of the Norwegian Coastal Current. Below the thermocline, located between 10 and 15 m water depth, temperature continuously decreased to -0.97 °C at 1250 m. At about 60 m depth, water from the North Atlantic with the highest salinities of the water column of 35.2‰ were recorded.

The concentrations of nitrate (and nitrite; not shown) in the mixed layer were close to the detection limit (Fig. 2b). In about 25 m depth, nitrite concentration was at its maximum (0.38 µM). Below the mixed layer to the depth of the halocline (60 m), nitrate concentrations increased to more than 12 µM and only gradually increased further down to 1200 m (> 14 µM).

The concentrations of the other nutrients measured (PO₄ and Si(OH)₄) reflected the hydrographical structure of the water column. Concentrations in the mixed layer were about 0.06 µM for PO₄³⁻ and 1 µM for Si(OH)₄, and then increased with depth to 1.3 µM and 15 µM, respectively.

Biological features

Phytoplankton biomass in terms of Chl *a* showed a pronounced maximum of about 1 mg m⁻³ in 18 to 20m water depth (Fig. 2a). Pigment (HPLC, Klein pers.com.) and microscopical analyses of phytoplankton showed that composition and size distribution did not differ between surface layers and the depth of the chlorophyll maximum. Monadoid forms dominated the phytoplankton. More than 70% of the biomass was in the >10µ-fraction. Coccolithophorids, chlorophytes, dinoflagellates, diatoms and cyanobacteria comprised, with 25-35%, 15-25%, 5-10% and 3-10% respectively, the phytoplankton biomass. The C/N ratios (atoms) of the particulate material in the mixed layer ranged between 6.5 and 9, but increased to more than 11 at depths below 60 m.

Primary production ranged between 300 and 600 mg C m⁻² d⁻¹. Daily rates of total production between 4.54 and 25.63 mg C m⁻³ d⁻¹ in the chlorophyll maximum amounted to about 40-100% of

production rates at surface depths. According to the depth distribution of nitrate (Fig. 2c) there may have been a considerable contribution of new to total production.

The bulk of protozooplankton biomass was made up by ciliates, mostly oligotrich forms and few tintinnids. Grazing pressure of total microzooplankton ($< 100 \mu\text{m}$) exerted upon phytoplankton was up to 60 % of phytoplankton standing stock on a daily base (A. Antia pers.com.). A detailed account of phyto- and microzooplankton dynamics will be published elsewhere.

Mesozooplankton vertical distribution at the beginning, at the middle and at the end of the drifting experiment is depicted in Table 1. On August 13 and 21, herbivorous zooplankton was very abundant in the upper 25 m ($> 150,000 \text{ ind. m}^{-2}$, $> 200 \text{ mg C m}^{-2}$). The pteropod *L.retroversa* was by far the most abundant species in the upper two to three layers (Table 2), but then decreased drastically with depth. The second maximum of zooplankton occurrence was located at about 700 to 900 m depth with *Calanus finmarchicus* being the dominant species (about $40,000 \text{ ind. m}^{-2}$; $> 2 \text{ g C m}^{-2}$). On August 21 highest concentrations of about 100 ind. m^{-2} for small ($< 3.0 \text{ mm}$ in length) ostracods (*Conchoesia obtusata*) were recorded in the depth layer of 100 to 200 m. In the depth range of 500 to 1,200 m values were $76,400 \text{ ind. m}^{-2}$ and $> 5 \text{ g C m}^{-2}$, respectively. At about 700 to 900 m depth, 91 % of the zooplankters were herbivore, 7 % carnivore and 0.7 % omnivore on the basis of their numbers (NOJI, 1989). This corresponds to carbon biomasses of 64 %, 31 % and 5 %, respectively. Within these groups, the copepods *C. finmarchicus* and *Oithona spirostris* composed more than 5 % of the tows by number. Large specimens ($> 3.0 \text{ mm}$ in length) of the ostracod *C. obtusata* reached a maximum of 240 ind. m^{-2} in this depth interval.

At the end of the experiment (August 30.), the vertical distribution and composition of zooplankters had changed. Numbers at the upper layer (0 to 25 m) decreased by 50 % due to a decrease in the pteropod population, but biomass increased slightly. Omnivorous and carnivorous organisms occurred in this layer with the copepod *Euchaeta* spp., and the chaetognath *Eukrohnia hamata* becoming more abundant. The zooplankton maximum at depth (500 to 1,200 m, about 6 g C m^{-2}) remained constant; the copepodite stage IV of *C. finmarchicus* was the dominant form.

Annual and diurnal pattern of *Limacina retroversa*

On an annual basis, the euthecosomatous pteropod *Limacina retroversa* was encountered on the Vøring Plateau in considerable numbers only in August (Noji, 1989). By then numbers were extremely high with organisms in the smallest size fraction (0.32 to 0.48 mm) being dominant even with regard to biomass (Fig.3). This reflects the growth of individuals within one month. Population development apparently was accompanied by considerable mortality, as total numbers also decreased towards the end of August. The horizontal distribution of pteropod occurrence did not vary considerably within the vicinity of the Vøring Plateau i. e. within a radius of 100 nautical miles.

The occurrence of larger individuals is detected from the distribution of carbon biomass (Fig.3), with most of it being concentrated in the upper 25 m of the water column (Table 2). By the end of August 83 % of *L. retroversa* POC was attributable to pteropods larger than 0.48 mm and 22 % of total biomass was concentrated in organisms larger 1.0 mm.

The diurnal vertical migration was monitored within a period of 75 hrs. near the drifting sediment trap array to ensure that catches were made in the same body of water. Small and intermediate-sized *L. retroversa* did not show diurnal migration (Fig 4). In contrast individuals > 1 mm were most abundant in surface waters above 25 m from about 19.00 h to 03.00 h. Between 07.30 h and 15.00 h the peak abundance of this species was in the depth stratum around 50 m. Thus, large individuals of *L. retroversa* appeared to migrate to the upper 25 m in the evening and to descend again a few hours past midnight.

Sedimentation

Vertical flux of total particulates was highest at 50 m and decreased with depth (Fig. 5a to d). The flux recorded by the 50 m trap certainly was biased by swimming pteropods entering the collection jars which were killed by the poison mercury chloride (see discussion). The drifting trap at 100 m (which collected only few living pteropods) showed maximal flux rates between 21 and 23 August (Fig. 5 a,b). The moored array, however, showed the maximum rates at the end of the experiment (Fig. 5c). In all cases velocities of sinking matter must have been high ($> 75 \text{ m day}^{-1}$), as the general trend of the flux of total particulate material was nearly the same in all depths to 500 m. This trend also applied to the carbonate flux. The sedimentation of biogenic carbon showed

the same pattern as for total flux of particulate material with a maximum at 100 m indicating that the 50 m trap preferentially collected carbonate which probably originated from swimming and migrating pteropods. All other relevant biochemical data measured from sinking matter collected in the traps are listed in Table 3.

The results of the microscopical determination of collected matter from trap material are summarized in Fig.6. Between August 19 and 29, the peak fluxes in 50, 100 and 250 m were attributable to mass sedimentation of pteropods (Fig. 6 a,b,c). Most of the individuals collected were smaller than 1 mm and were thus juvenile organisms. As stated above, the 50 m trap may have collected migrating individuals and therefore the very high rates may have been biased. This could be confirmed by comparing the pteropod specimens collected in the trap samples with those killed after feeding experiments by HgCl_2 . The soft body parts of the latter were found intact but shrunken either outside or inside their shells, whereas all specimens of the deeper traps (250 m) were observed to be at least partially degraded. In the 100 m trap both types of dead specimens occurred.

Pteropod sedimentation at the end of the experiment showed very high flux rates for the individuals between 1 and 3 mm and above 5 mm shell length in 100 m. This coincides with the maximal fluxes of dry weight and carbonate in depths down to 250 m at the end of the experiment. Only sinking pteropods collected down to 250 m were filled with organic material. This material appeared degraded; bacteria were found to be abundant in the shells. The pteropod shells found in 500 and 1,000 m were empty.

The flux of protozoa also showed a maximum during this time. As for the small pteropods, sedimentation rates were nearly constant in the trap at 100 m and 250 m, but with fairly high rates down to 1,000 m. Notable is the high amount of minipellets (GOWING and SILVER, 1988) collected in all traps down to 1,000 m (Fig. 6a-d).

The abundance of diatoms in the traps first increased with depth to 500 m; in the 1,000 m trap the numbers decreased considerably. At 250 m, average sedimentation rates were $70,000 \text{ cells m}^{-2}\text{d}^{-1}$ within the 16 days of sampling with a variation of 180,000 to $17,000 \text{ cells m}^{-2}\text{d}^{-1}$. The average sedimentation rate at 500 m was about $88,000 \text{ cells m}^{-2}\text{d}^{-1}$. The bulk of the diatoms did not sink down to 1,000 m ($8,400 \text{ cells m}^{-2}\text{d}^{-1}$) within the time of our experiment. As the cells in all trap samples were found to be single with no diatom aggregates being present, it can be concluded that diatom sinking must have commenced some days or weeks

prior to the beginning of the experiment (see Discussion for details). The only mucous flocs in the trap material enriched with single diatom species were of the same ultrastructure as flocculent material found after feeding experiments with pteropods (Fig. 7 a,b), of which the dataset will be presented elsewhere.

Most striking is the observation of mucous aggregates in the trap material. Such aggregates with a diameter between 0.5 and 3 centimeter were found to be very abundant at all depths in the trap samples from August 13 to 23 (Table 4). It could not be clarified whether aggregate formation occurred in the water column or as a secondary effect within the collection jars of the sediment traps. Examination of the material with SEM revealed the matrix of such aggregates to consist of long strings of 5 to 10 μm in diameter (Fig. 7c) to which smaller strings were attached (Fig. 7d). In between material of planktonic origin had accumulated. Aggregates of identical structure were found as remains after pteropod feeding experiments (U. Bathmann, T. Noji and B. KLEIN, unpubl. data).

Another important feature is the occurrence of oval faecal pellets in the 50 m and 1,000 m trap. In the 50 m trap the width of these pellets ranged between 100 and 300 μm ; at 1,000 m large pellets (200 to 800 μm in width) dominated. From studies on the gut content of various zooplankters from the area, it was obvious that such oval pellets were found only inside ostracods. After removing the carapaxes of the ostracods (*Conchoecia obtusata*), the pellets were squeezed out of the animals by gently pressing the intestinal system. This is the first indication for the investigation area that ostracods (probably the small species) defecate in surface layers. Larger ostracods appear to defecate in depths between 500 and 1,000 m where they occasionally accounted for over 10% of zooplankton biomass. The large oval pellets were filled with particles of similar size spectrum and species composition as the trap material in 500 m.

DISCUSSION

During the annual cycle of pelagic vertical flux of biogenic particles on the Vøring Plateau in the eastern Norwegian Sea, pteropod sedimentation in autumn is one of the most pronounced features. The maximal sedimentation rates during the annual cycle corresponding to the peak in vertical flux of pteropods occurred at the time of our drifting experiment. As demonstrated by NOJI (1989), development of the pteropod population in terms of biomass attains a peak in the Norwegian Sea in August, with considerable variation in time and magnitude between years. This

is dependent upon their life history in the North Atlantic, from where they drift into the Norwegian Sea (ØSTVEDT, 1955; JOHANNESSEN, 1986). In contrast to the dominant copepod species (*C. finmarchicus*) in this region, these pteropods remain at the sea surface throughout their entire life cycle. Thus, a portion of the stock may recirculate in the Norwegian Basin (SWIFT, 1986). However, if hydrography were the only driving force, the bulk would be transported northward with the Norwegian Current into the Barents Sea or towards Spitzbergen. It has been shown, however, that their northernmost distribution does not extend into arctic latitudes (v.d.SPOEL, 1985). Therefore our results of mass mortality associated with enhanced vertical flux indicate the importance of the space and time scales of the distribution of pteropod stocks in the Norwegian Sea. Contrary to expectation, the bulk of biogenic material originating from pteropods, sediments and is retained within the central Norwegian Sea. It is noted that a proportion of the stock probably survives and recirculates in the upper Atlantic waters within the Norwegian Sea proper, as indicated by the presence of large specimens in winter (NOJI, 1989). The number of overwintering pteropods that circulate with surface currents in the Norwegian Sea is certainly small (BLINDHEIM, pers. communication). An alternative source of these surface overwinterers may be incoming Atlantic water. The effect of these overwintering surface stocks on succeeding plankton stocks are not yet known.

During their annual life cycle, the pteropods reproduce in autumn in the vicinity of the Vøring Plateau. At this time the pelagic community is fully developed to a regenerating summer system (PEINERT *et al.*, 1987) as confirmed by our data on depth, nutrient load and species composition of the mixed layer. The large abundance and the size class structure of juvenile pteropods indicate development of a new generation of *L.retroversa* pteropods coupled with high mortality rates during this period. This is indicated from the large numbers of small dead animals found at the first sampling intervals in the 250 and 500 m trap. From earlier cruises to the area it is known, that such large numbers of juvenile pteropod do not occur before the end of July (NOJI, 1989). Sinking rates for live adult pteropods derived from ship board experiments ranged at about 25 cm/3 sec. (T.NOJI, unpubl. results) which translates to rates of 1,000 m within a few hours. The sinking rates even of small shells is very fast so that they reach bottom (1,400 m) within one day. From the trap data it therefore may be concluded that the period of pteropod mass flux in the Norwegian Sea roughly covers three weeks. This time span then also is relevant for changes in pelagic community structure. To

record such changes during an annual cycle, sampling frequency has to be adapted to this period.

Gelatinous zooplankton sometimes are of quantitative significance as pelagic consumers (ALLDREDGE, 1984). At the beginning of the experiment, large concentrations of small and medium sized pteropods actively fed in the surface layers, indicated by the mucous feeding nets found in trap samples of the upper 250 m. These nets can be several centimeter in diameter and are used by the pteropods to collect small particles while slowly descending in the water column (GILMER, 1974; GILMER and HARBISON, 1986). One effect of such net-feeding is the formation of mucous aggregates which may be the result of two interdependent processes: (1) rejection of captured food with part of the net and (2) loss of the mucous nets. *L. retroversa* has been reported to eliminate undesirable material including "larger and looser particles" via ciliary movements below its wings (MORTON, 1954). These rejected particles embedded in mucous would presumably adhere to other material to form larger aggregates. Additionally, *Limacina* may discard its entire net upon disturbance while feeding (GILMER and HARBISON, 1986) which can be induced by the interference with other zooplankters (note the high abundance of copepods in the area but also the dense concentrations of *L. retroversa* itself). Finally, a third process relevant to aggregate formation may be pteropod faecal products. *L. retroversa* faecal material has not been described, although BRULAND and SILVER (1981) describe faecal coils for the pteropod *Corolla spectabilis*. As a conclusion, mucous net feeding of *Limacina* can result in intense aggregate formation and, thus, high agglomeration of organic matter. If such aggregates leave the upper zone of the ocean, as we observed on the Vøring Plateau, the net result of pteropod feeding is a massive vertical flux of organic matter out of the mixed surface layer.

Sedimentation of biogenic material from the upper 250 m of the water column was dominated by pteropods during the experiment. Their shells comprised a large proportion of the recorded particle flux. In fact, their contribution to carbonate flux for a period of at least 16 days was more than 50 % even down to 1,000 m. Small coccolithophores and foraminifers, the other main carbonate sources in the pelagic system of the Vøring Plateau, were present in relatively small quantities. Further, HONJO *et al.* (1988) showed that carbonate flux of particles larger than 1 mm in this area in late summer increases significantly; they stated that this could only originate from pteropods. In contrast in the Pacific (station PAPA), between 59 and 77 % of CaCO_3 production and its sedimentation were reportedly attributable to coccolithophorids,

and pteropods contributed only 4 to 13 % on an annual basis (FABRY, 1989).

Vertical migration of more than 100 m has been documented for euthecosomateous pteropods off the Florida coast (WORMUTH, 1981) and this might overestimate aragonite flux as was observed for *Limacina* spp. by sediment trapping (HARBISON and GILMER, 1986). In our study, vertical migration did not occur at the depth of the 100 m trap, thus migration probably only biased the 50 m trap data.

The minimum *in situ* sinking rate of pteropods can be calculated if a sedimentation signal can be traced to depth, i.e. data on the peak flux rates in multisample traps located in different depths are available. Peak flux rates occurred during the same sampling interval in the 100 m and 250 m depth, thus, since the sinking shells did not originate between these depths sinking rates must have been greater than 150 m per day even for the pteropods smaller than 1 mm. The losses of aragonite during sinking of pteropods calculated from trap data (Fig.2) between 100 m to 250 m, between 250 and 500 m and between 500 and 1,000 m, were 27.0, 26.4 and 18.0 mg $\text{CO}_3^{2-} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively, or approximately 2 % of sinking carbonate on average over 16.6 days. Visual observations from surface sediments of the area show a variety of shell fragments from pteropods (P. JENSEN, unpubl.data). From these data it can be concluded that pteropod sedimentation in autumn on the Vøring Plateau has an enormous impact on aragonite flux to at least 1,000 m water depth and probably also to the sea bed at about 1,300 m.

The percentage of carbonate flux during our drift experiment in relation to total annual carbonate flux in the area can be calculated using the annual flux in 500 m water depth of 9.4 g $\text{CO}_3^{2-} \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (BATHMANN *et al.*, in press). During our experiment 1.4 g $\text{CO}_3^{2-} \text{ m}^{-2}$ (16.6 d^{-1}) or 15 % of the annual flux passed the 500 m water layer. In terms of carbon the figures are 2.4 g C $\text{m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ and during the experiment 0.2 g C m^{-2} (16.6 d^{-1}) or 8.3% of the annual flux.

Calculations of the daily loss of total primary production due to pteropod sedimentation show that over the entire experiment an average of 18.5% of the primary production passed the 100 m trap. On the way to deeper strata the flux of organic carbon decreased such that 85.5%, 24.7% and 17.7% of the flux in 100 m water depth was collected by the traps in 250 m, 500 m, and 1,000m, respectively. Thus, the flux of carbon to the deep-sea benthos on the Vøring Plateau has to be differentiated between flux of organic

matter which is low and the flux of inorganic carbon (aragonite) which is considerable in autumn.

If one compares the measured flux rates of organic carbon throughout the water column with calculated values derived from the equations of SUESS (1980), BETZER *et al.* (1984), PACE *et al.* (1987), BERGER *et al.* (1987) and MARTIN *et al.* (1984) (Table 5), it must be stated that such approaches give results that range between 78% and 600% of measured rates. Thus, empirically derived equations from data sets collected in different areas from a wide range of ocean sites, may be satisfactory for rough calculations of the vertical flux. For accurate estimation of the various pathways of carbon fixed in the primary production on its way to the ocean interior, complex biological phenomena must be considered when formulating generalities.

Acknowledgements- This work was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (Sonderforschungsbereich 313, Univs. Kiel). We greatly appreciate assistance at sea from ship crew aboard FS *Meteor*. The staff of the SEM lab C. Samtleben (Geol.-Paleont. Inst. Univ. Kiel) kindly provided technical support. We thank M. Wunsch, M. Voss and A. Antia for their help at sea and in the laboratory and V. Smetacek for suggestions on the manuscript. This is contribution no. 106 of SFB 313 and contribution no. 304 of AWI.

REFERENCES

- ALLDREDGE A. L. (1984) The quantitative significance of gelatinous zooplankton as pelagic consumers. In: *Flows of energy and materials in marine ecosystems*, Nato Conference Series IV, M.J.R. Fasham, editor, *Marine Science*, **13**, 407-458.
- BATHMANN U.V. and G. LIEBEZEIT (1986) Chlorophyll in copepod faecal pellets: change in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. *Marine Ecology*, **7**, 59-73.
- BATHMANN U.V., T.T. NOJI, M. VOSS and R. PEINERT (1987) Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian sea in May/June 1986. *Marine Ecology Progress Series*, **38**, 45-51.
- BATHMANN U. V., R. PEINERT, T. T. NOJI and B. V. BODUNGEN (in press) Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea. *Progress in Oceanography*.
- BERGER W., K. FISCHER, C. LAI and G. WU (1987) Ocean productivity and organic carbon flux. I. Overview and maps of primary production and export production. *SIO Reference*, **87-30**, 67pp.
- BERNER R.A. and S. HONJO (1981) Pelagic sedimentation of aragonite: its geochemical significance. *Science*, **211**, 940-942.
- BRULAND K. W. and M. W. SILVER (1981) Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (salps, pteropods, doliolids). *Marine Biology*, **63**, 295-300.
- BETZER P.R., W.J. SHOWERS, E.A. LAWS, C.D. WINN, G.R. deTULLIO and P.M. KROOPNICK (1984) Primary production and particle fluxes on a transect of the equator at 153° W in the Pacific Ocean. *Deep-Sea Research*, **31**, 1-11.
- DEUSER W. G. (1987) Variability of hydrography and particle flux: transient and long-term relationships. In: *Particle flux in the ocean*, E.T.DEGENS, E.IZDAR and S. HONJO, editors, *SCOPE/UNEP-Sonderband*, **62**, 179-193.

- DIESTER-HAAS L. and S. van der SPOEL (1978) Late pleistocene pteropod-rich sediment layer in the northeast Atlantic and protoconch variation of *Clio pyramidata* Linne 1767. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **24**, 85-109.
- EDLER L. (1979) Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. *Baltic Marine Biologists, Publication*, **5**, 1-38.
- FABRY V. J. (1989) Aragonite production by pteropod molluscs in the subarctic Pacific. *Deep-Sea Research*, **36**, 1735-1751.
- GILMER R.W. (1974) Some aspects of feeding in thecosomatous pteropod molluscs. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, **15**, 127-144.
- GILMER R.W. and G.R. HARBISON (1986) Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families *Cavoliniidae*, *Limacinidae* and *Periclididae* (Gastropoda: Thecosomata). *Marine Biology*, **91**, 47-57.
- GOWING M.M. AND M.W. SILVER (1985) Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. *Journal of Marine Research*, **43**, 395-418.
- GRAF G. (1989) Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature London*, **341**, 437 - 439.
- GRABHOFF K. (1981) Methods of seawater analysis. *Verlg. Chemie, Weinheim*, 317 p.
- HONJO S., S.J. MANGANINI and G. WEFER (1988) Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. *Deep-Sea Research*, **35**, 1223-1234.
- JEFFREY S.W. and G.F. HUMPHREY (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1, c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, **167**, 191-197.
- JOHANNSEN O.M. (1986) Brief overview of the physical oceanography. In: *The Nordic Seas*, B.G. HURDLE, editor, Springer Verlag, New York, pp. 104-127.

- MARTIN J.H., G.A. KNAUER, D.M. KARL and W.W. BROENKOW (1984) VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Research*, **34**, 267-285.
- MORTON J. E. (1954) The biology of *Limacina retroversa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **33**, 297-312.
- NOJI T. (1989) The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea. *Berichte aus dem Sonderforschungsbereich 313, University of Kiel*, **17**, 183 p.
- ØSTVEDT O.J. (1955) Zooplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea. *Hvalradets Skrifter*, **40**, 1-93.
- PACE M.L., G.A. KNAUER, D.M. KARL and J. MARTIN (1987) Primary production, new production and vertical flux in the eastern tropical Pacific. *Nature London*, **325**, 803-804.
- PARSONS T.R., M. TAKAHASHI and B. HARGRAVE (1984) Biological oceanographic processes. Pergamon press, New York, 330 pp.
- PEINERT R., U.V. BATHMANN, B. VON BODUNGEN and T. NOJI (1987) The impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian Current. In: *Particle flux in the ocean*, E.T. DEGENS, E. IZDAR and S. HONJO, editors, *SCOPE/UNEP-Sonderband*, **62**, 149-164.
- REDFIELD A. C. (1939) The history of a population *Limacina retroversa* during its drift across the Gulf of Maine. *Biol. Bull.*, **76**, 26-47.
- SPOEL S. v.d. and R. P. HEYMAN (1985) A comparative atlas of zooplankton. *Springer Verlag, Heidelberg*, 186 pp.
- SUESS E. (1980) Effects of microbe activity. *Nature, London*, **333**, 17-18.
- STRATHMANN R. R. (1967) Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 411-418.
- SWIFT J.H. (1986) The arctic waters. In: *The Nordic Seas*, B.G. Hurdle, editor, Springer Verlag, New York, pp. 128-153.

- UTERMÖHL H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton- Methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, **9**, 1-38.
- WIBORG K. F. (1955) Zooplankton in relationship to hydrography in the Norwegian Sea. *Fisk. Dir Skr. Ser. Havunders.*, **11**, 1-66.
- WORMUTH J.H. (1981) Vertical distributions and diel migrations of *Eutecosomata* in the northwest Sargasso Sea. *Deep-Sea Research*, **28**, 1493-1515.
- WORMUTH J.H. (1985) The role of cold-core Gulf Stream rings in the temporal and spatial patterns of eutecosomatous pteropods. *Deep-Sea Research*, **32**, 773-788.

FIGURE LEGENDS:

- Figure 1: Map of the investigation area; insert shows the track of the drifting sediment traps. Circled point gives the position of the moored sediment traps.
- Figure 2: Water column properties along the trajectory of the drifting sediment traps between August 13 and August 29, 1988. a) Isotherms, b) isopleths for nitrate, c) isopleths for chlorophyll *a*.
- Figure 3: Numbers (a) and biomass (b) of the three size classes of the pteropod *Limacina retroversa* along the trajectory of the drifting sediment traps between August 13 and August 31, 1988.
- Figure 4: Diel pattern of vertical distribution of *Limacina retroversa* (> 1mm in length) for the upper 150 m of the water column on the Vøring Plateau during 75 hrs. in the vicinity of the drifting sediment trap array.
- Figure 5: Flux rates [mass flux] of dry weight, carbonate (left panel) and organic carbon (right panel) in five depth strata (50, 100, 250, 500, 1 000 m) on the Vøring Plateau. Note changes in ordinate scaling.
- Figure 6: Flux rates [numbers] of three size classes of pteropods (left panel); small pteropods, protozoa and faecal pellets (middle); and round- and minipellets (right panel) in five depth strata (50, 100, 250, 500, 1 000 m) on the Vøring Plateau. Note changes in ordinate scaling.
- Figure 7: Scanning electron micrograph from pteropod and aggregates collected in the vicinity of the drifting sediment trap array on the Vøring Plateau. a) Pteropod shell with mucus net attached. b) Mucous aggregate with main cords of the mucous feeding net; in between planktonic material. c) closer view of b): diatoms () and radiolaria () attached to the feeding net. d) Main cord of pteropod net with broken remains of side-cords.

Table 1: Vertical distribution of numbers and biomass of mesozooplankton of representative stations at the beginning (August, 13), middle (August, 21) and the end (August, 30) of the drift experiment on the Voering Plateau each at 07:00 am (local time).

August, 13:		Numbers				Biomass			
Depth interval		total	[n m ⁻²]			total	[mg C m ⁻²]		
upper	lower		herb	omn	car		herb	omn	car
0	50	0	0	0	0	0	0	0	0
50	100	3700	2608	132	960	255	158	14	83
100	200	1952	1040	224	688	127	50	20	56
200	300	1364	1132	64	168	96	59	10	27
300	500	4752	3960	304	488	578	201	15	362
500	600	9536	9536	0	0	775	142	4	140
600	800	23028	22560	280	188	2683	1326	18	1339
800	1000	9436	8288	640	508	1189	853	105	230
1000	1200	2396	1418	816	100	1017	827	133	58

August, 21:		Number				Biomass			
Depth interval		total	[n m ⁻²]			total	[mg m ⁻²]		
upper	lower		herb	omn	car		herb	omn	car
0	25	340896	340896	0	0	285	285	0	0
25	50	3896	3036	24	835	71	47	5	20
50	100	5964	5384	304	276	98	15	13	69
100	150	1056	692	108	256	119	65	4	49
150	200	912	484	172	256	78	38	17	23
200	250	1384	440	20	924	51	9	2	40
250	300	1528	1008	28	492	105	30	5	70
300	400	1756	1472	44	240	80	39	3	38
400	500	11739	5489	199	6051	885	362	47	476
500	700	19312	15344	352	3616	1611	796	145	670
700	900	40024	36588	308	3128	2880	1845	150	885
900	1100	15332	13376	1364	592	924	709	87	128
1100	1300	3464	2668	648	148	968	776	90	101

August, 30:

Depth interval		Numbers				Biomass			
[m]		total	[n m ⁻²]			total	[mg C m ⁻²]		
upper	lower		herb	omn	car		herb	omn	car
0	50	105810	105510	140	160	325	275	10	40
50	100	1164	428	8	728	45	39	0	6
100	250	2048	1096	112	840	142	28	66	48
250	500	7338	4432	308	2598	766	236	63	467
500	1200	48960	42460	2040	4460	6020	2902	396	2721

Table 2: Vertical distribution of numbers and biomass of *Calanus finmarchicus* and *Limacina retroversa* at representative stations at the beginning (August, 13), middle (August, 21) and the end (August, 30) of the drift experiment on the Voering Plateau each at 07:00 am (local time).

August, 13:

Depth interval		C.finmarchicus		L.retroversa	
upper	lower	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]
0	50	15520	812	234560	53
50	100	1808	151	556	0.1
100	200	748	39	0	0
200	300	1060	55	0	0
300	500	3920	198	0	0
500	600	13720	694	0	0
600	800	22160	1150	0	0
800	1000	7680	426	0	0
1000	1200	992	49	0	0

August, 21:

Depth interval		C.finmarchicus		L.retroversa	
upper	lower	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]
0	25	2232	157	338640	126
25	50	2256	142	3452	3
50	100	552	42	5172	2
100	150	1032	72	524	0.4
150	200	312	17	296	0.1
200	250	212	14	240	0.1
250	300	128	6	720	0.3
300	400	140	8	952	0.3
400	500	180	9	0	0
500	700	164	8	40	0
700	900	172	9	0	0
900	1100	296	16	160	0.1
1100	1300	220	11	0	0

August, 30:

Depth interval		C.finmarchicus		L.retroversa	
upper	lower	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]	[n m ⁻²]	[mg C m ⁻²]
0	25	1970	156	103480	97
50	100	56	3	308	0.4
100	250	288	15	768	0.8
250	500	4260	219	120	0.3
500	1200	41720	2118	0	0

Table 3: Biochemical data of the material from drifting sediment traps (50 and 100 m) and moored traps (250, 500, and 1,000 m).

Drifting Trap:

50m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	17.-19.8.	2491	2118	132	5	85.0
	19.-21.8.	5205	2959	369	7	56.8
	21.-23.8.	11021	9698	763	7	88.0
	23.-25.8.	3711	3120	440	12	84.1
	25.-27.8.	4107	3379	555	14	82.3
	27.-29.8.	8508	7152	1325	16	84.1

100m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	17.-19.8.	163	131	19	11.7	80.3
	19.-21.8.	323	247	101	31.3	76.5
	21.-23.8.	609	485	188	30.9	79.7
	23.-25.8.	454	336	71	15.6	74.1
	25.-27.8.	267	201	82	30.7	75.3
	27.-29.8.	329	244	95	28.9	74.1

Moored Trap:

100m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	13.-15.8.	293	195	41	14	67
	15.-17.8.	149	109	18	12	73
	17.-19.8.	503	366	53	10	73
	19.-21.8.	326	146	34	11	45
	21.-23.8.	317	170	34	11	53
	23.-25.8.	104	78	20	19	75
	25.-27.8.	91	39	14	16	43
	27.-29.8.	864	268	11	1	31

250m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	13.-15.8.	101	78	13	13	77.2
	15.-17.8.	69	53	23	34	76.8
	17.-19.8.	226	166	25	11	73.5
	19.-21.8.	305	250	33	11	82.0
	21.-23.8.	115	70	25	22	60.9
	23.-25.8.	135	101	19	14	74.8
	25.-27.8.	-	-	-	-	-
	27.-29.8.	299	215	31	11	71.9

500m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	13.-29.8.	125	83	7	5	66.4

1000m	date	mg dw m ⁻² d ⁻¹	mg CaCO ₃ m ⁻² d ⁻¹	mg C m ⁻² d ⁻¹	%C of DW	% CO ₃ of DW
	13.-29.8.	100	69	5	5	69.0

Table 4: Size and abundance of aggregates from pteropod mucus nets in trap samples of the live depth investigated throughout the experiment (50 and 100 m August 17. to 29.; 250, 500 and 1,000 m August 13. to 29., 1988)

depth	50 m	100 m	250 m	500 m	1,000 m
numbers [no./m ² /d ¹]	12.5	2.3	2.0	0.7	0.5
variance	8.9	0.5	0.2	0.1	0.2
mean diameter [cm]	1.83	2.89	2.76	1.56	1.32
variance	1.4	0.6	0.4	0.4	0.5
n =	46	15	13	6	6

Table 5: Vertical flux of carbon, J_z (mg C m⁻² d⁻¹) measured on the Vøring Plateau in autumn 1988 in different water depths (z) compared to empirical estimations of verticle flux rates at these depths based on a measured primary production (PP) of 500 mg C m⁻² d⁻¹ (Suess 1980, Pace et al. 1987, Berger et al. 1987) and on the flux in 100 m water depth (Martin et al. 1987).

flux (J_z)	measured	Suess	Betzer et al.	Pace et al.	Berger et al.	Martin et al.
100 m	28.2	193	145	60	80	28.2
250 m	24.1	81.1	81.5	30.6	40.1	12.8
500 m	7	41.3	52.8	18.4	24.7	7.09
1,000m	5	20.8	34.1	11.1	15.6	3.91

after the equations given by:

Suess (1980):

$$J_z = PP (0.0238 z + 0.212)^{-1}$$

Betzer et al. (1984)

$$J_z = 0.409 PP^{1.41} z^{-0.628}$$

Pace et al. (1987)

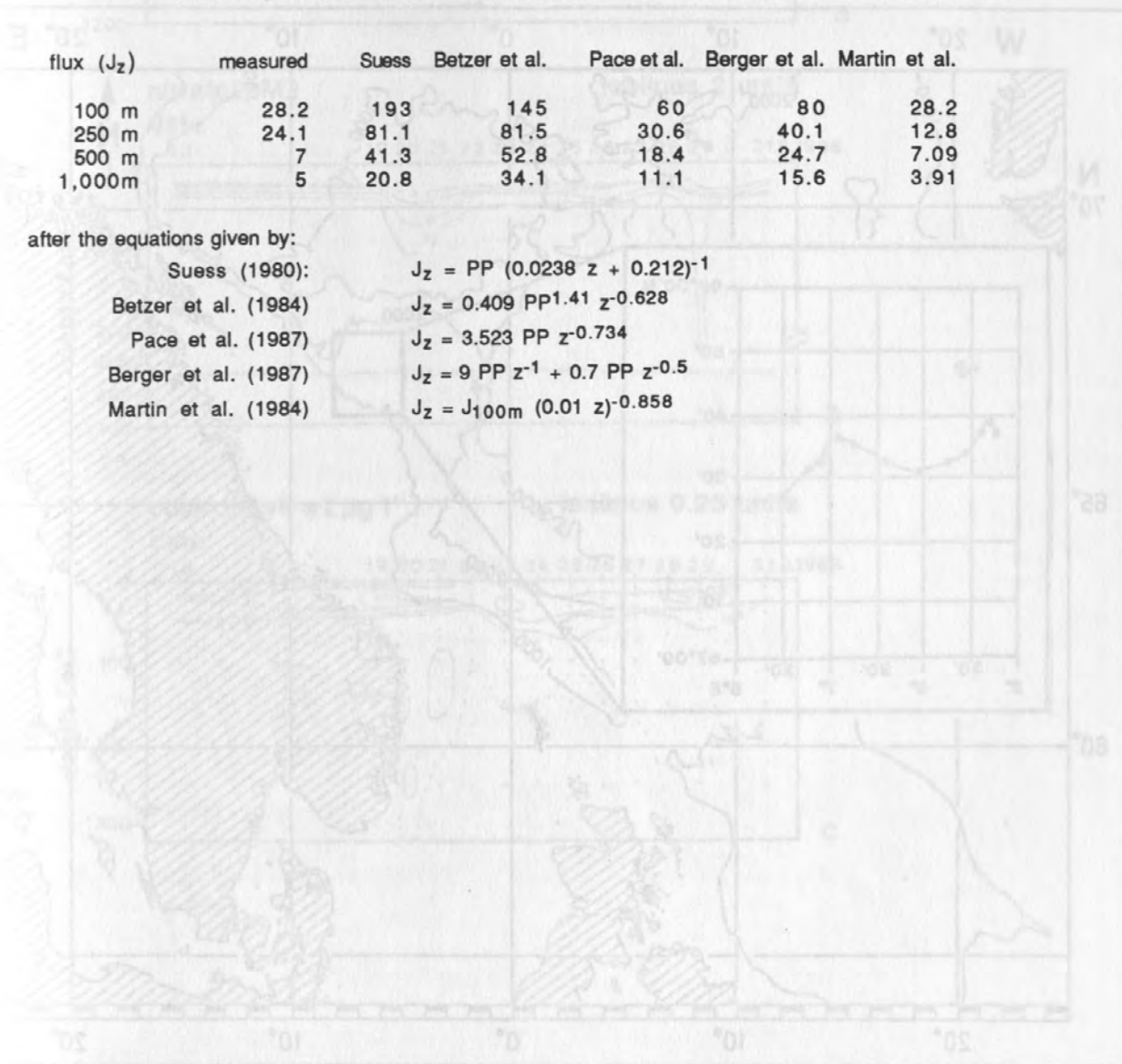
$$J_z = 3.523 PP z^{-0.734}$$

Berger et al. (1987)

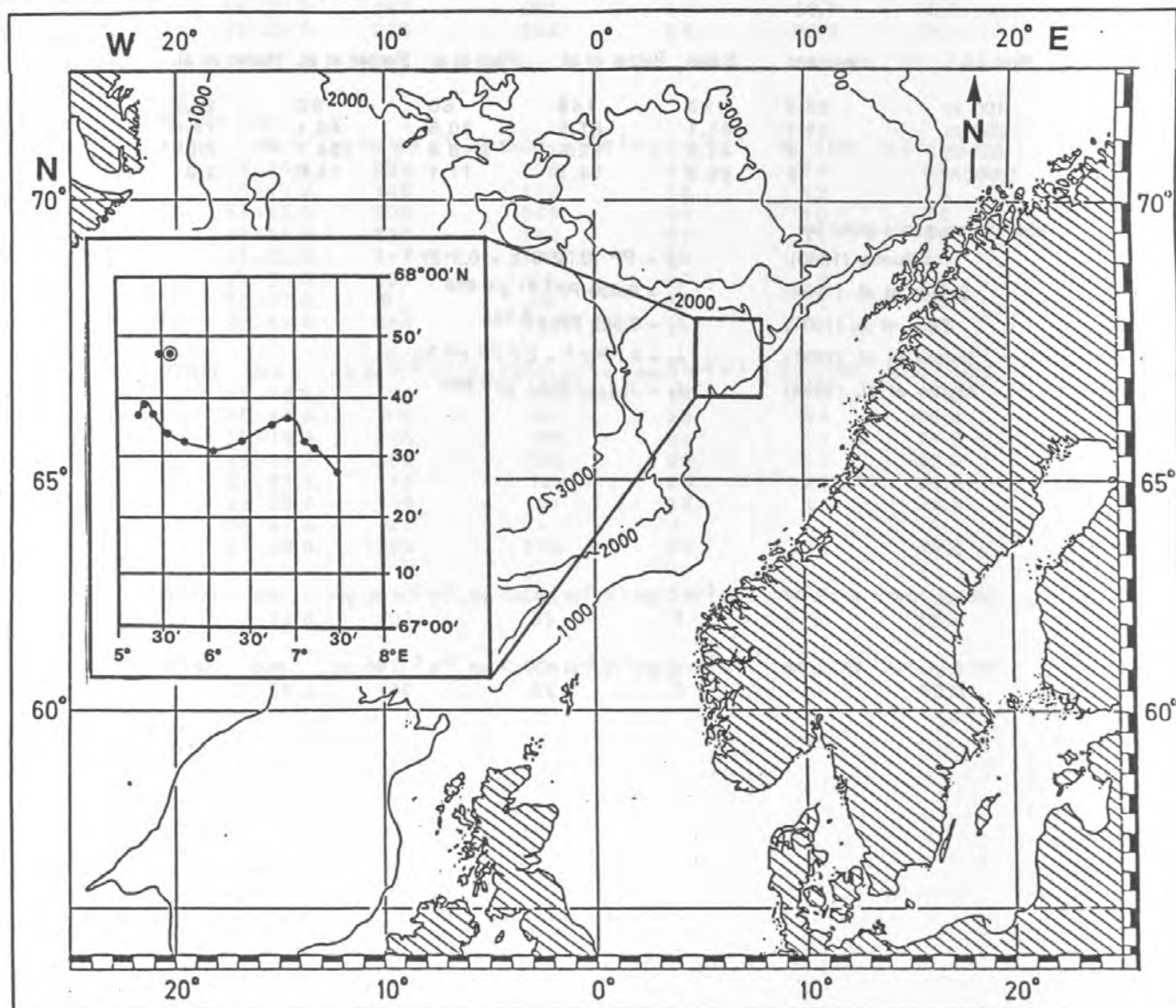
$$J_z = 9 PP z^{-1} + 0.7 PP z^{-0.5}$$

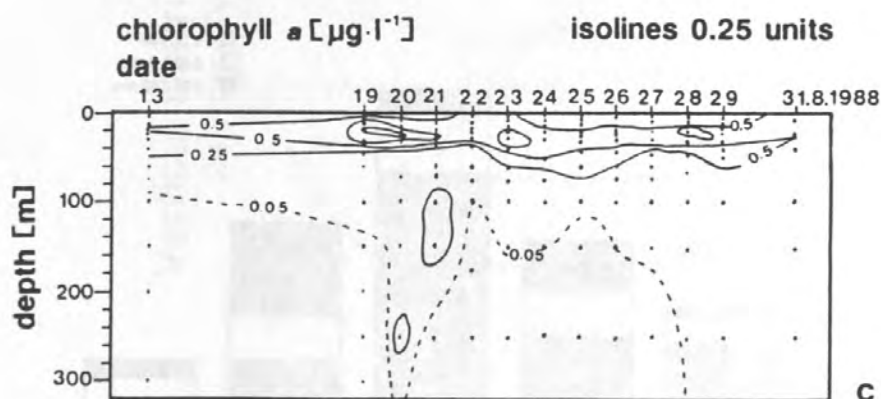
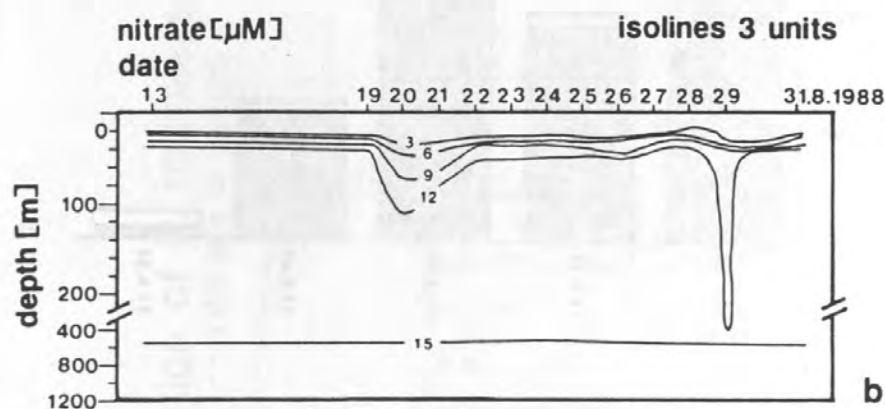
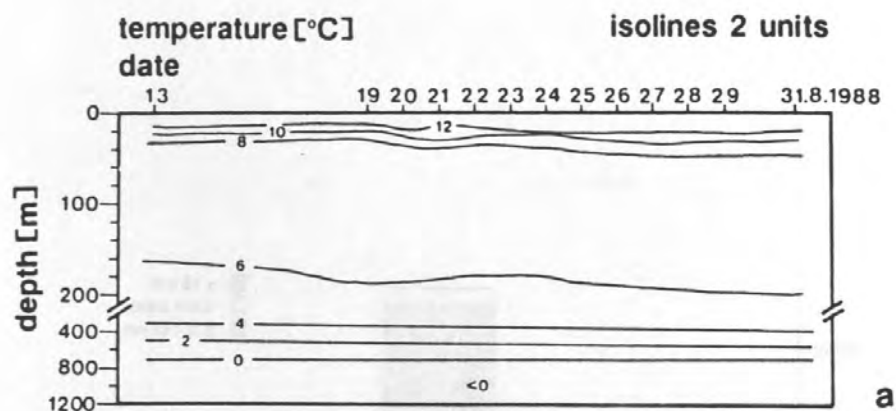
Martin et al. (1984)

$$J_z = J_{100m} (0.01 z)^{-0.858}$$



Enkemann et al. Fig 1





Bathmann et al.

Fig 2

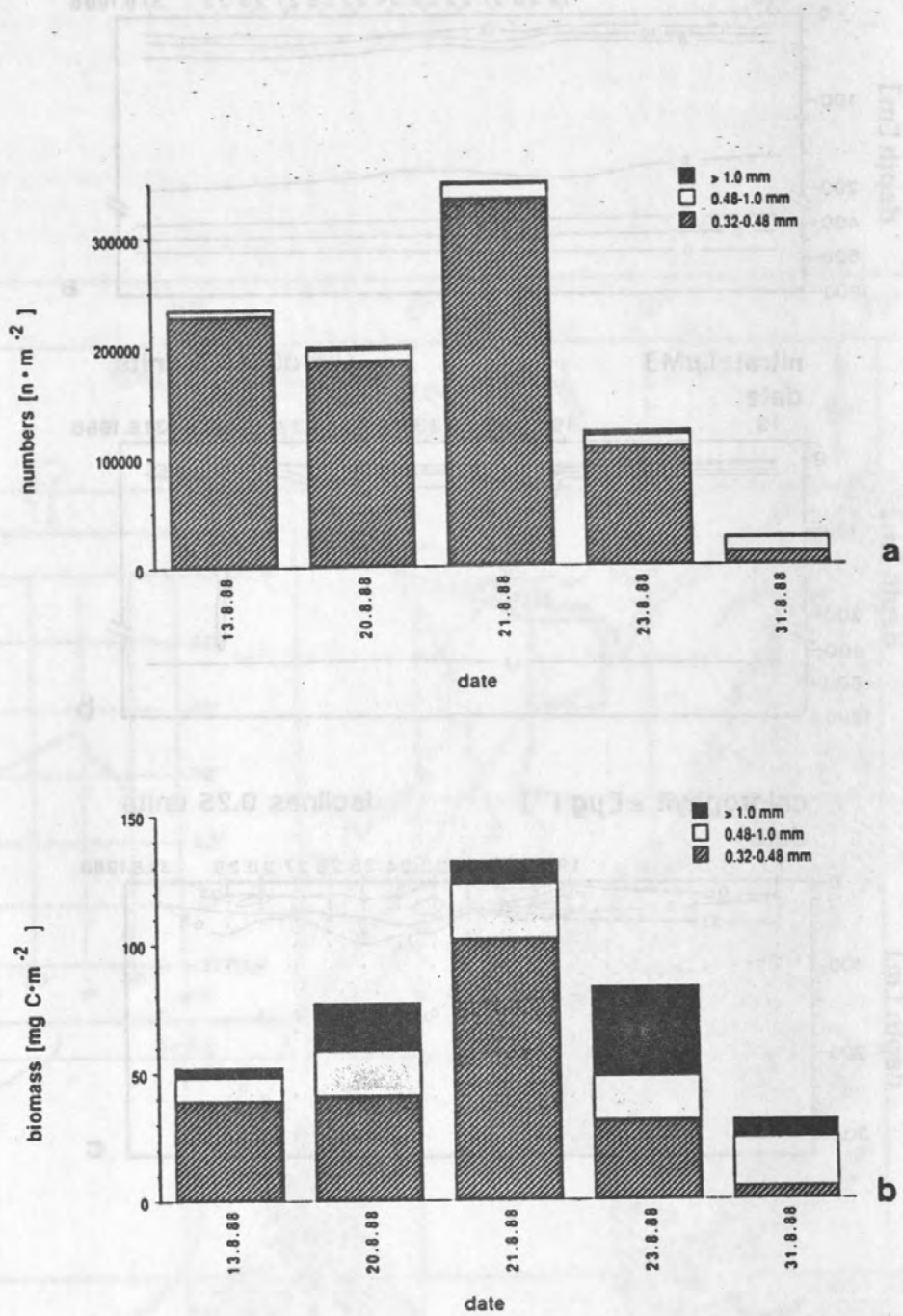


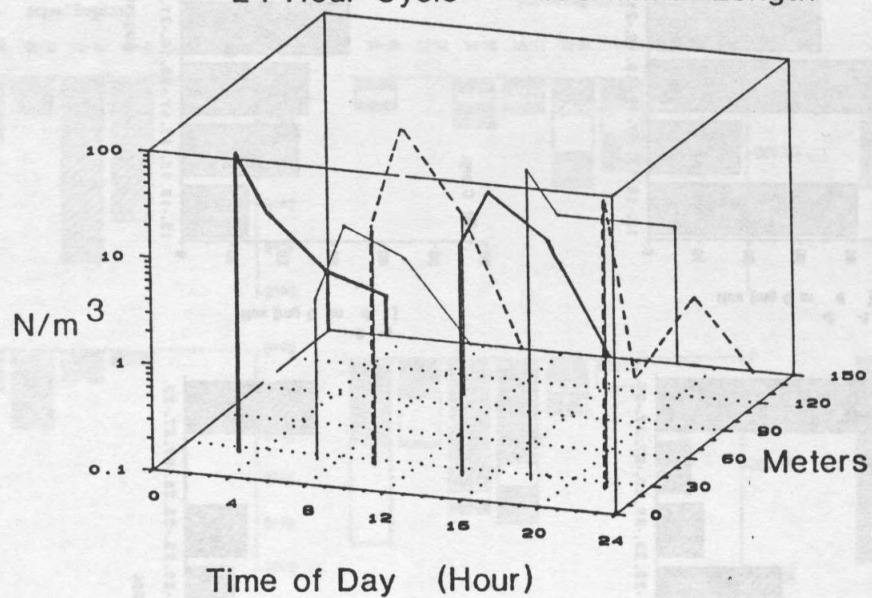
Fig. 3

Bathmann et al.

Fig. 4

Bar chart of all.

Vertical Distribution of *L. retroversa*
24 Hour Cycle - > 1.00 mm in Length



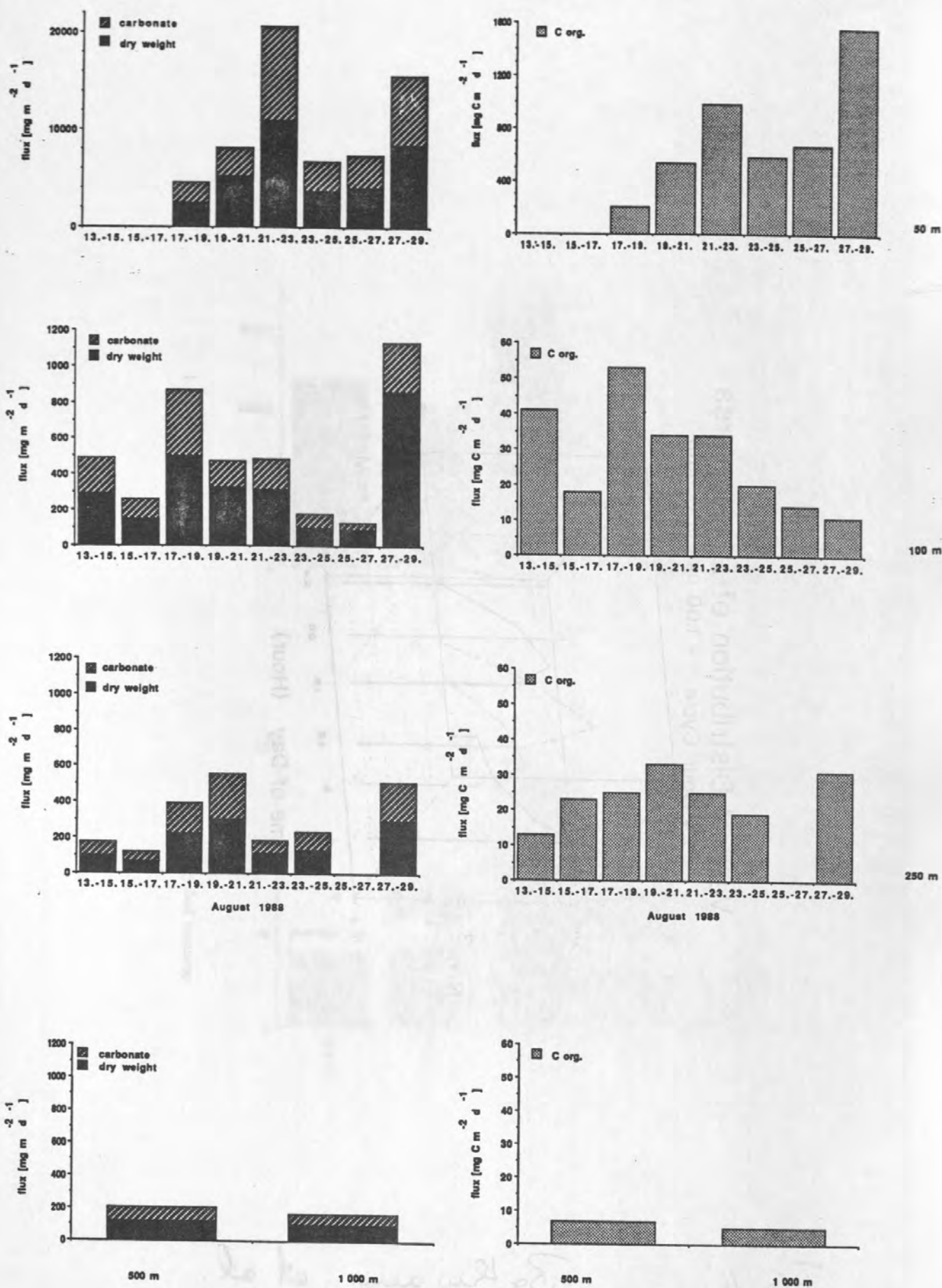


Fig 5. Benthic fluxes of carbonate, dry weight and organic carbon at different depths.

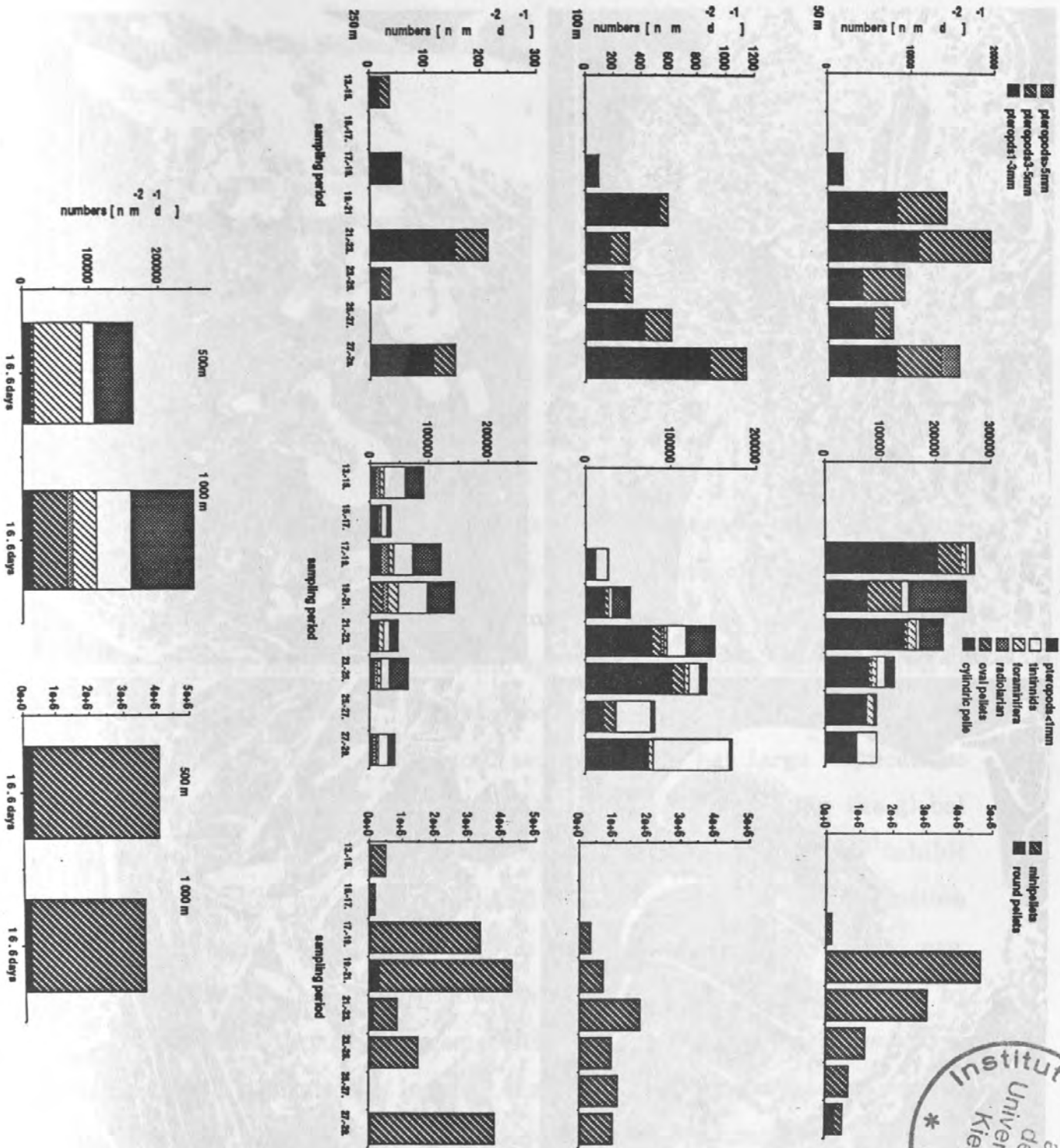
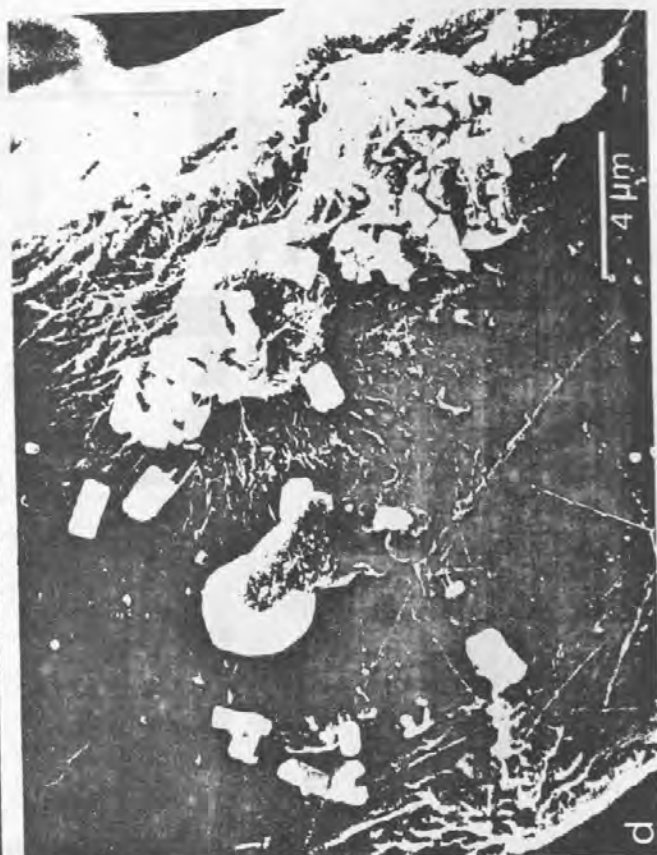
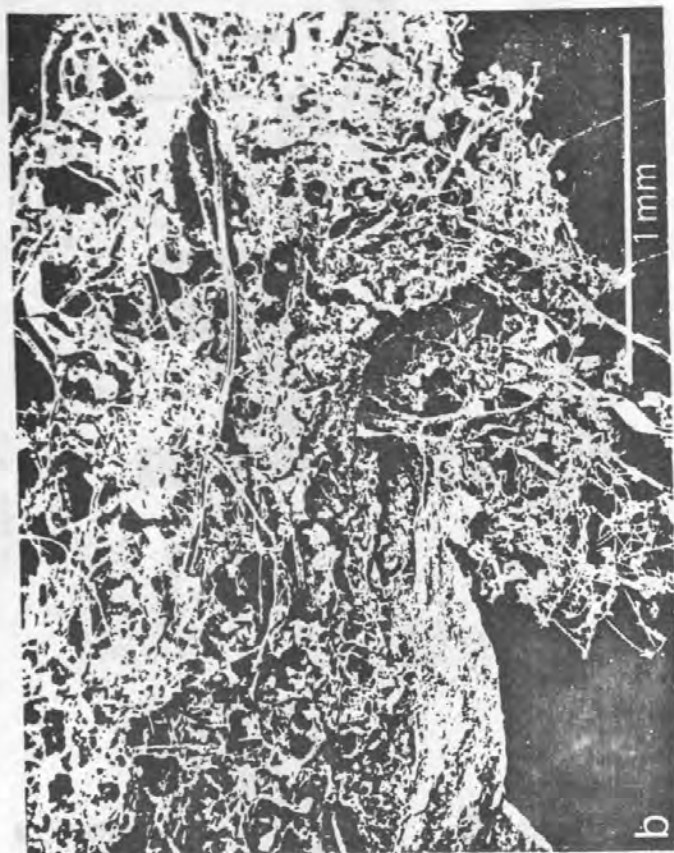


Fig 6

Bethmann et al



Zooplankton and Sedimentation

Tom Noji

Institute of Marine Research

Norwegian Image-Analysis Centre for Fisheries and Aquatic Research

P.O.Box 1870

5024 Nordnes-Bergen

Norway

Abstract

The influence of zooplankton on sedimentation is quantitative and qualitative. As large particles are the prime vehicles of vertical flux, zooplankters enhance rates of sedimentation through their contribution of cadavers, hard bodily parts and aggregates including fecal material to sedimenting material. This may be promoted by vertical movements of zooplankton stocks. Enhanced sedimentation has large implications for the deposition of material in sediments and, hence, for the global carbon cycle. Zooplankton-regulated processes which inhibit sedimentation are the physiological utilization of POM and destruction of aggregates. These must play an important role in the microbial loop.

In addition, the composition of sedimenting material is influenced by zooplankton through the composition of zooplankton stocks, selective metabolic utilization of ingested material, discriminant feeding and the biological and physicochemical properties of fecal material and other aggregates.

Introduction - Pelagic production and fate of biogenic particles

Pelagic production of biogenic particles and their fate are influenced by a myriad of factors. The two comprehensive categories "physical environment" and "biology" contain the interactive manipulators of the quality, quantity and distribution of biomass. The **biological response** of organisms to regular changes in the **physical environment** (e.g. Nixon 1988) may be considered here to be the first link in a chain of processes. Internal biological mechanisms also regulate biology, however such mechanisms are often related to physical cycles such as diel periodicity (Bary 1967). A physical metronome is, however, not always apparent (e.g. Noji *et al* 1986). **Perturbations** in the pattern of biological responses are caused by inconsistency in the cycle of physical changes. For example, sudden turbulent breakdown of a summer thermocline due to storms or a particularly "warm spring" or "cold winter" modifies the pattern of biological responses. The physical environment of an organism may also rapidly change when the organism migrates.

Although we usually think in terms of the physical environment influencing biology and not vice-versa, the relationship is interactive. Lovelock (1979) proposes the grandest model - "Gaia" - of such a relationship. In the ocean two examples of biology regulating the physical environment are an individual plankter in its immediate fluid medium (Woods and Onken 1982, Strass and Woods 1988, Wolf and Woods 1988) and the effect of the global stock of plankton on climate (McCarthy *et al.* 1986).

Within the realm of biology, the units of the biological apparatus, i.e. all living things, are of course decisively interactive. **Biological interactions** induce biological perturbations, which induce further perturbations in an endless network. This may function on an

interorganismal, e.g. dasmotrophy (Estep and MacIntyre 1989), or intraorganismal level, e.g. ontogenetic changes in feeding strategy. For example, intensive local carnivory of herbivorous zooplankton by a fish swarm inevitably affects the accumulation of phytoplankton stocks.

Figure 1. here

A pattern of the seasonal distribution of plankton is the result of a recurring pattern of temporal changes on an annual time-scale in the physical environment, e.g. light and temperature, and the network of biological responses of the plankton to these changes. Vertical distribution of plankton is primarily the spatial expression of biological adaptations to relatively stable hydrographical conditions modified by diel rhythms (and other rhythms of relatively high frequency such as the lunar cycle) and interactions between organisms. Seasonal and vertical distribution may exert a reciprocal influence on one another. The magnitude of the biological component, of which the emphasis here is on the **concentration of plankton**, is the end-product of the network of interactions. Other biological units - fish, birds and mammals - are of course integral members of the pelagial and are important in this network (e.g. Miller *et al.* 1985).

On a global scale **pelagic biomass has four possible fates** (Fig. 1). It may be respired, remineralized, may sediment out of the pelagial or be exported out of the oceanic system. The last can, for example, be effected by marine birds or by the fishing industry; this shall not be addressed here. On a regional scale, advection is a further possible fate of biomass.

Pelagic **respiration/remineralization** and **sedimentation** of

particles are strongly and inversely related. Respiration results in the consumption of POM to fulfill energetic demands. Remineralization is the conversion of particulate organic matter (POM) and particulate inorganic matter (PIM) to its dissolved components. Diminishing particulate matter due to respiration and remineralization naturally results in decreasing vertical flux. Conversely, if the proportion of particulate matter sedimenting out of the water column increases, less material is available for satisfying organisms' energetic demands and conversion to dissolved components via pelagic remineralizing processes.

Generally, the organic fraction (POM) of sedimenting particulate matter is addressed here. However, the production and sedimentation of biogenic inorganic substances such as calcium carbonate are also strongly influenced by zooplankton and, thus, PIM shall also be discussed in special cases.

The influence of zooplankton on sedimentation

The **influence of zooplankton on sedimentation** (Fig. 2) can be explained within the framework of the above-described scenario of physical and biological interactions. Zooplankton can **quantitatively enhance sedimentation** through processes which contribute to particle production and especially the production of large particles. Large particles generally have faster sinking rates (e.g. Komar *et al.* 1981, Noji submitted) and have been recognized as the main vehicles of vertical flux (e.g. McCave 1975, Bishop *et al.* 1977, Suess 1988, Karl *et al.* 1988, Cho and Azam 1988). Zooplankton can **inhibit sedimentation** by remineralizing particulate organic matter and fragmenting large particles to smaller ones (Lampitt *et al.* 1990, Noji *et al.* in prep.).

This is discussed in detail below. Furthermore, zooplankton can **qualitatively** influence sedimentation by discriminant feeding, selective utilization of ingested particles and processes associated with the biological and physicochemical properties such as diffusion boundaries of fecal material.

Figure 2 here

Zooplankton-regulated processes which enhance sedimentation

There are two main forms, which are produced by the zooplankton and can enhance vertical flux. These are **zooplanktonic material** and **aggregates**. The **behavior**, i.e. migratory movements, of zooplankton can also enhance sedimentation.

Cadavers belong in the category of zooplanktonic material. As metazooplankters and armoured protozooplankters (Bodungen 1989) may be considered to be fast-sinking particles in the pelagic system, they represent potential vehicles of rapid vertical transport. A dead organism will probably sink* unless gas or lipid reserves are a relatively abundant component of its structure. Unfortunately, cadavers are very difficult if not impossible to differentiate from "swimmers" - zooplankters which have actively swum into sediment traps (a topic intensively discussed in the NSF-GOFS workshop entitled

*Personal observations indicate for example that dead overwintering Calanus finmarchicus CV copepodites, which are rich in lipids, sink very slowly. In contrast, dead pteropods of Limacina retroversa, which are characterized by their calcareous shells, sink extremely rapidly. However, recently it has been shown that dead organisms and other particles at abyssal depths may actually be buoyant and cause considerable upward flux (Smith et al. 1989).

"Sediment Trap Vagaries" in November 1988 in Ocean Springs, Mississippi, U. S. A. ; see also Lee *et al.* (1988)). In some cases, however, it is possible to deduce whether zooplankters in sediment trap material are most probably swimmers or entered as cadavers. For example, a surface-dwelling herbivore collected by a sediment trap at a depth of 3000 m is likely to have sedimented to that depth as a dead organism. However, this may not be verifiable.

Similar to cadavers, zooplanktonic **hard bodily parts** may also represent large particles; they are often associated with large specific weights which enhance sinking velocities. Hard bodily parts of zooplankters collected in sediment traps may originate from cadavers, swimmers or may be discarded by living zooplankters. Typically they are the remains of zooplankton most prominent in sediment trap material, as hard bodily parts are often digestion-resistant POM and PIM and therefore not susceptible to rapid degradation. For example inorganic calcite and aragonite are main components of shells of foraminifers and pteropods, respectively, and may be found in large quantities in trap material. Similarly, inorganic silica from radiolarians is often present in trap material whereas plasma from these organisms may be unidentifiable or absent. Importantly, the source for the production of biogenic inorganic particles produced by zooplankton is in dissolved material and not ingested particulate material. Hence, in this case the zooplankton contributes directly to **production of particles**, not just to the turnover of particles, which sediment. In contrast, the main component of exuviae from crustaceans is organic and is the product of the **turnover of ingested particulate material**; in this case the hard bodily parts are composed largely of chitin (Yoshikoshi and Ko 1988).

"**Aggregates**", the second group of sedimentation-enhancing par-

ticles produced by zooplankton, is an encompassing term for a collection of particles forming a unit (Guralnik 1968). Two types of zooplankton-mediated aggregates shall be considered here: fecal material and mucous aggregates.

Fecal material - strings from krill (e.g. Moore 1931, Bodungen 1986, Clarke *et al.* 1988), oval pellets from amphipods (Bathmann *et al.* in prep.), cylindrical pellets from copepods (e.g. Gowing and Silver 1983, Bathmann *et al.* 1987), coils from doliolids and pteropods (Silver and Bruland 1981), large fecal mats from salps (Bruland and Silver 1981, Iseki 1981, Madin 1982, Matsueda *et al.* 1986), etc. - is traditionally considered to be an important vehicle of vertical flux (e.g. Gauld 1957, Fowler and Small 1972, Hoffmann *et al.* 1981, Lorenzen and Welschmeyer 1983, Fowler *et al.* 1987). Contribution of fecal material by weight to vertical flux has been recorded to range from about 1 % (Pilskaln and Honjo 1987) to over 90 % (Bathmann *et al.* 1987).

The effectiveness of fecal material as a form of sedimenting particle is largely dependent upon its **sedimentation velocity**, which has been measured *in vitro* to range from about 30 to 3000 m per day (Smayda 1969, Angel 1984). Velocity may depend upon the diet of the pellet producers; diet affects composition and density of the fecal pellets which influence sinking velocity (Bienfang 1980, Dagg and Walser 1986). In a water column of about 1000 to 1500 m in depth, the range above corresponds to settling times from less than one day to over one month. Due to the ideal conditions under which such sedimentation velocity measurements should be conducted, i.e. no turbulence and no physical gradients in the seawater medium, such sinking velocities may probably be considered to be maxima. In the ocean a sinking fecal pellet may be decelerated by hydrographic conditions (Alldredge *et al.* 1987) and perhaps by buoyancy mechanisms, e.g. gas (Krause 1981) produced in microenvironments (Gowing and Silver 1983) within the fecal pellet or by

physiological mechanisms such as ion-exchange (Smayda 1970) performed by ingested viable phytoplankters. These mechanisms may not be evident or functional during laboratory experimentation. Further, fecal pellets may be colonized by bacteria and protists (e.g. Jacobsen and Azam 1984, Alldredge *et al.* 1986, Nagasawa and Nemoto 1988) or intercepted by larger organisms and ingested or fragmented during their descent (discussed below). Hence, the effectiveness of fecal pellets as vehicles of vertical flux of particulate as well as dissolved organic matter (Poulet *et al.* 1986) is dependent upon specific conditions of the physical and biological environment.

It is noted that the site of fecal pellet production is neither restricted to the surface of the ocean nor need the producer be a herbivore to exert an enhancing effect on sedimentation. For example omnivores or detritivores in midwater layers (e.g. copepod activity in midwater layers described by Sasaki *et al.* 1988) may "repackage" small particles into large pellets (Bathmann *et al.* in press). Similarly, carnivores may consume buoyant zooplankton which results in the production of sinking fecal material*.

Mucous aggregates, as for fecal pellets, can represent large particles with high sinking velocities (Bathmann *et al.* in prep., Noji submitted). In contrast to typical flocculations of "marine snow" (e.g. Lampitt 1985, Alldredge and Gotschalk 1988), mucous aggregates, as defined here, are particles entrapped in mucus. Diatoms appear to form aggregates encased in a sheath (Bodungen personal communication) possibly of mucus which may serve to transport cells quickly to deep water layers (Smetacek 1985). Amongst the zooplankters, appendicularians and doliolids apparently produce mucus (Alldredge *et al.* 1986) and these may serve as seeds for

*For example, chaetognath fecal pellets can be large, compact and sink quickly (personal observations).

aggregates. Discarded mucous feeding veils^{**} formed by pteropods (observed in situ by Gilmer and Harbison 1986) are also such aggregates.

The production by the pteropod Limacina retroversa of mucous aggregates with high sinking velocities of almost 500 m per day (one order of magnitude greater than for Calanus finmarchicus fecal pellets, (Noji submitted)) has been documented. They represent an extremely important mode of vertical transport of particles.

In combination with the forms described above, **vertical migration** is a behavior of zooplankton which may also promote the vertical transport of particles. This is particularly true on a daily basis for some surface feeding herbivores, although in theory it may apply to the entire water column in a process known as the "ladder of vertical migrations" (Vinogradov 1962). It is well documented, for example, that Calanus finmarchicus copepods may vertically migrate up to about 100 m per day to feed at night in surface water of relatively higher phytoplankton concentrations, to return to deeper water layers at dawn (e.g. Krause 1981). Longer diel migrations of hundreds of meters have been documented for euphausiids (Everson 1982, Sameoto et al. 1987), often an important component of "deep scattering layers", which may exhibit diel patterns of vertical movement (Hopkins et al. 1978). Such movements are usually related to feeding; diel patterns in gut content have for example been documented (Dagg and Walser 1987). Such migrators inevitably "pump" material to deeper water layers by ingesting material at the surface and egesting at least a part of this material in deeper water layers (Longhurst and Harrison 1988). This

^{**}Feeding veils have been documented for thecate heterotrophic dinoflagellates (Jacobson and Anderson 1986) and, if discarded, may be a type of small "mucous" aggregate.

phenomenon is not yet well investigated. However using techniques for estimating in situ grazing rates - a method which demands much vigilance (Head 1988, Head et al. 1988) - Simard et al. (1985) showed that the gut fullness of diurnally migrating copepods feeding in surface waters was larger during their post-feeding descent. In their study migration in fact occurred twice per night; the nonfeeding phase was speculated to be necessary for the regeneration of digestive enzymes. Restoration of the digestive epithelium which is purported to be a component of fecal pellets (Yoshikoshi 1980, Nott et al. 1985) could also be a reason for the nonactive phase. Regardless, it may be deduced that some copepods excrete part of their ration in depths greater than in those of its ingestion (speculated for large copepods by Emerson and Roff (1987)).

Theoretically this could be a source of error in the interpretation of analyses of data collected with sediment traps deployed in near-surface waters. For example, copepods feeding at a subsurface maximum located at a depth of 30 m would need perhaps 30 minutes (Marshall and Orr 1972) to descend to a depth of 50 m. Measurements of egestion rates on copepods with full guts suggest that about one-half of gut contents may be egested within 30 minutes of cessation of feeding, and the bulk of the rest of gut contents may be egested over the following 12 hours at temperatures of about 5 to 10°C (e.g. Simard et al. 1985, Christoffersen and Jespersen 1986, Dagg and Walser 1987, Dam and Petersen 1988). A sediment trap in a depth of 50 m would thus collect a maximum of about 50 % of fecal material produced by these copepods after feeding had ceased. This could lead to considerable errors in interpreting the flow of particulate organic matter in these water layers. Placement of sediment traps below the zone of large primary production and intensive diurnal migrations by herbivores alleviates the problem (Bodungen 1989).

On an annual time-scale, **seasonal vertical migrations** which are a part of the life cycle of certain zooplankton species, e.g. Calanus finmarchicus (e.g. Wiborg 1976 a, b; Noji 1989) enhance sedimentation as well. The mode, however, is indirect. Such zooplankters, whose growth is primarily fueled by material in waters near the surface, migrate to greater depths to overwinter in a diapausal stage of low metabolic activity (Hirche 1983, Båmstedt and Tande 1988) until the next season of enhanced phytoplankton growth, i.e. spring. These overwinterers are liable to predation (e.g. Yen 1983, 1985) and presumably physiological "malfunctions" in exceptional cases during dormancy resulting in mortality. Cadavers and fecal material from carnivores in deep water layers are the results. These "newly produced" nonliving particles will presumably sediment.

Zooplankton-regulated processes and mechanisms which inhibit sedimentation

Two main processes which inhibit sedimentation are practiced by zooplankters. The first is the ingestion and utilization of particulate organic matter. The second is the destruction of fast-sinking aggregates.

The **utilization of particulate organic matter** is probably the chief means by which zooplankton inhibits the vertical flux of particles. Utilization, as defined here, is the ingestion, anabolism, catabolism and respiration of material. The assumption is that particles being utilized would otherwise sediment. Basically, particles assimilated by the zooplankton are anabolically incorporated for growth and maintenance of physiology, catabolically decomposed to inorganic waste products or

respired as an energy source to fuel these processes. This fraction of utilized particulate material cannot sediment except perhaps at some later point in time in the form of zooplanktonic material.

Logically, the timing of phytoplankton and zooplankton populational growth is of considerable importance for this process. Latitudinal differences in models of plankton regimes (for reviews see Cushing 1975 and Heinrich 1962) in the Atlantic provide a good example of the importance of this timing. In Arctic regions characterized in spring by new production regimes of short and intensive plankton growth, the stock of zooplankton typically attains maximum size after the phytoplankton bloom is well established. There is a "delay" in grazing upon the phytoplankton, a large proportion of phytoplankton biomass is not utilized by herbivores and senescing phytoplankton stocks may culminate in sedimentation events (e.g. Peinert *et al.* 1987). In temperate zones this pattern may be modified; zooplankton grazing may be intense during enhanced phytoplankton growth and sedimentation may be suppressed (Bathmann *et al.* 1990). Tropical zones are based largely upon regenerated production and exhibit only small amplitude in the annual cycle of the development of phytoplankton, zooplankton and sedimentation. Zooplankton grazing is relatively intense throughout the year; sedimentation of organic material is small relative to primary production but still exhibits seasonality. In a comparative analysis of energy flow over the continental shelf in three regimes - a tropical, temperate and subarctic system - Høpner-Petersen and Curtis (1980) show from the ratio of zooplanktonic to zoobenthic production that there is a trend toward larger input of pelagic organic material to the benthos, i.e. sedimentation, for systems in higher than for systems in lower latitudes. Specific physiological adaptations and limitations of organisms to considerably different physical environments often associated with latitude (e.g. Clarke 1987, Ikeda 1970) modify the

simplified scenario above but cannot be addressed in detail here.

Many physical perturbations arising in pelagic systems cause large mismatches in the timing of primary and secondary production. Upwelling of nutrient-rich water to an otherwise nutrient-deplete euphotic zone fuels intensive primary production which cannot be fully utilized by zooplankton at least in the region of phytoplankton production. The accumulated phytoplankton may sediment. Similarly, storms which break down near-surface pycnoclines in summer may lead to the sudden introduction of nutrients from deeper water layers which, again, fuels primary production. Zooplankton stocks are not "prepared" for such a burst in primary production and phytoplankton accumulation may culminate in mass sedimentation.

It may be argued that catabolic wastes (e.g. ammonium) arising from utilization of POM by zooplankton are biologically recycled and promote growth of phytoplankton, which potentially may sediment. This indirect reasoning, however, is not acceptable, as the generation of catabolites is usually coupled - either directly or indirectly through the food web - with consumption of phytoplanktonic material. Moreover, one of the key messages from the importance of timing in the regulation of sedimentation is that large vertical flux occurs when there is a **mismatch** between autotrophy and heterotrophy. If an **equilibrium** between primary and secondary production exists, suspended matter will be recycled within the pelagial. Any process which slows the accumulation of phytoplankton biomass will promote the establishment of such an equilibrium. The catabolism of phytoplanktonic biomass by zooplankton and renewed uptake of released nutrient salts by autotrophs is such an equilibrium-promoting process.

The second chief zooplankton-regulated means of inhibiting sedimentation is the **destruction of aggregates**. This is a new concept

and only the destruction of copepod fecal pellets - coprorhexy - has been well documented (Lampitt *et al.* 1990, Noji *et al.* in prep.). Three main points should be emphasized from work on coprorhexy. Firstly, the fragmentation of aggregates is certainly **not restricted to copepods and their fecal pellets**. Destruction of mucous aggregates (or inhibition of their production) by copepods, for example, has been documented (Noji *et al.* submitted). All large zooplankters are conceivably capable of fragmenting aggregates including fecal pellets, mucous aggregates and marine snow. Secondly, the fragmentation mechanism can be **very fast**. The coprorhexic mechanism, for example, appears to function on a time-scale in the order of hours. Microbial decomposition of the peritrophic membranes of fecal pellets, in contrast, seems to operate on a scale of days to weeks (Honjo and Roman 1978). Thus fragmentation of aggregates to finer particles by zooplankton is potentially much more important than fragmentation by microbes (Cho and Azam 1988). Thirdly, the quintessential aspect of the fragmentation of aggregates with regard to vertical flux lies in the resultant **longer residence time** of POM. Longer residence time of slowly sinking POM allows more complete utilization of material by other organisms, especially microbes.

The fragmentation mechanism has been considered to be necessary for microbial remineralization of organic particles in the ocean (Lochte and Turley 1988, Karl *et al.* 1988, Suess 1988), although large DOC release has also been measured from intact flocculent aggregates (Herndl and Peduzzi 1988).

Zooplankton-regulated processes which influence the quality of sedimenting particles

Zooplankton influences the **quality** of sedimenting material chiefly

through discriminant feeding on suspended particles, the selective utilization of ingested material and the biological and physicochemical properties of fecal material. Another important influencing factor is of course the quality of sedimenting zooplankton cadavers and remnants. This however is strongly coupled to the above discussion on "cadavers and hard bodily parts", and it is presumably self-evident that the composition of zooplankton stocks will influence the composition of sedimenting zooplanktonic material.

As stated above, zooplankton influences the quality of sedimenting material through **discriminant feeding** on suspended particles. The process of discrimination between different particles by copepods is well documented for neritic (e.g. Donaghay and Small 1979) as well as oceanic copepods (Huntley et al. 1983; Barthel 1986, 1988). If food items are selected, then biogenic material is enriched in fecal material.

Moreover, **refractory biogenic material** is particularly enriched (Gauld 1957). The reason for this is simply that much nutritious POM is part of a larger biological unit, e.g. coccolithophores and intact diatoms, containing biogenic inorganic or refractory organic material, which will not be immediately biologically utilized by its consumer. This is discussed in more detail below. The sedimentation of such material may be enhanced through encapsulation in sinking fecal material. For example, the enhanced transport of coccoliths (e.g. Bathmann et al. 1987, Samtleben and Bickert 1989) and diatom valves and frustules (e.g. Schrader 1971, Ferrante and Parker 1977, Haberyan 1985) via fecal pellets has been reported. An important aspect of discriminant feeding is the **trophic nature** of zooplankters. Excreted material of herbivores is largely phytogenous, whereas that of carnivores is largely zoogenous. This seemingly banal observation is important, as the trophic distribution of zooplankton in the ocean is heterogeneous (Bathmann et

al. in press). As the distribution of active herbivores is coupled to phytoplankton stocks, the quality of sedimentation particularly in surface waters is strongly influenced by the sinking aggregates including fecal material formed by these herbivores, i.e. a relatively large phytogenous component in vertical flux can be expected. Similarly, carnivores feeding, for example in midwater depths, will enhance the sedimentation of zoogenous material.

The **selective utilization of ingested material** is a process based on the physiological demands of the zooplankters. Materials essential for these demands will be "extracted" by zooplankters from the pool of fine POM and less nutritional material will be excreted. This changes the quality of particles; the fraction of less preferable material increases. Similarly, certain elements may be selectively utilized. A larger proportion of nitrogen than carbon may be extracted from ingested material; an increase in the C:N ratio of material is the result. Other substances, e.g. specific vitamins fulfilling the physiological demands of the consumer, will also be selectively extracted. Although the nutritional requirements of organisms and their abilities to assimilate ingested POM vary, the general trend for metazoans is that the nutritional value of sedimenting fecalia is generally lower than that of suspended food sources.

Processes which occur on and within sinking particles can be equally important for the quality of sedimenting material. These processes depend upon the **biological and physicochemical properties** of the particles. Fecal material and other aggregates may be particularly important in this respect, as they represent potential microenvironments. Conditions within aggregates may be considerably different from and independent of those of its immediate environment. Generally aggregates may possess autonomous production systems (Prézelin and Alldredge 1983) and are often charac-

terized by bacterial consortia (Fellows et al. 1981, Alldredge and Cohen 1987, Herndl 1988) which in marine snow may result in a cycle of microbially moderated aggregation and disaggregation (Biddanda and Pomeroy 1988).

Some fecal pellets may possess a particularly effective physical barrier in the form of a peritrophic membrane which inhibits exchange processes. Freshly produced fecal pellets are presumably anaerobic but encounter strong oxygen diffusion gradients upon egestion. Large pellets (e.g. from large amphipods) presumably maintain the anaerobic state longer than do small pellets (e.g. from small neritic copepods). Anaerobic bacterial activity has been measured in fecal pellets from Calanus finmarchicus and Pseudocalanus elongatus (I. Martinussen pers. comm.). Microenvironments within fecal pellets (Gowing and Silver 1983) and other aggregates may affect the aggregates' contents in ways uncharacteristic of the surrounding water (Sieburth 1988). Evidence for the deposition of sulphur by green bacteria in sediment trap material (probably in anaerobic aggregates of senescent Phaeocystis pouchetii colonies or Calanus hyperboreus fecal pellets) has been found and is an example of biological modification made possible by the particular microenvironment-specific properties of the aggregates (M. Vernet and P. Wassmann pers. comm.).

The preservation or dissolution of material within aggregates may also be influenced by the particular physicochemical properties of the pellets. Similar to the effect of reduced diffusion of oxygen across the peritrophic membrane, it has been speculated that the enhanced vertical transport of silica within fecal pellets (Ferrante and Parker 1977, Haberyan 1985) was due to suppressed diffusion (Schrader 1971) between the interior and exterior of the pellets. This results in the build-up of silicate concentrations within the pellets and inhibited dissolution of diatom valves. The physical effects may differ depending

on content; it has been speculated that certain species of coccolithophores dissolve more easily in fecal pellets than do others (Samtleben and Bickert 1989). Notably, intact phytoplankton cells also can be present in fecal pellets (Fowler and Fisher 1983). This is primarily a result of superfluous feeding or digestion-resistance associated with armoured phytoplankters, spores and cysts. However, suppressed diffusion may also play a role in hindering the dissolution of these cells.

The properties of aggregates from zooplankters may affect sedimenting particles in one more way. Depending upon the consistency and morphology of sinking particles, they may passively sweep suspended particles along with them during descent. Smetacek (1985) mentions the possibility of this mechanism for mass sinking of diatoms. The **passive collection** of particles probably occurs for many sedimenting spinose and adhesive objects. For example the spinose eggs of the copepods, *Acartia* sp. and *Centropages hamatus*, collected in situ are very often covered with detritus (personal observations). Further, detritus almost always adhered to the mucous aggregates of *Limacina retroversa* collected during a recent study (Noji et al. submitted). The addition of material to mucous aggregates (or other adhesive or spinose particles) produced by the zooplankton modifies the composition of the sinking particle. Moreover, objects prone to collect detritus serve as **potential seeds for marine snow**. Increasing the size of aggregates via passive collection during sedimentation probably increases the sinking velocities of these aggregates. In this respect, passive sweeping of suspended particles also enhances sedimentation. Depending upon the particular properties of each aggregate, increasing size and sinking speed will eventually produce turbulent stress of such magnitude that the aggregate may be torn apart.

Summary and Concluding Remarks

The influence of zooplankton on sedimentation is quantitative and qualitative. As large particles are the prime vehicles of vertical flux, zooplankters enhance rates of sedimentation chiefly through their contribution of cadavers, hard bodily parts and aggregates including fecal material to sedimenting material. This may be promoted by vertical movements of zooplankton stocks. Enhanced sedimentation has implications for the deposition of material in sediments and, hence, for the global carbon cycle, the importance of which appears larger every day. Zooplankton-regulated processes which inhibit sedimentation are the physiological utilization of POM and destruction of aggregates. These must play an important role in the microbial loop. In addition, the composition of sedimenting material is influenced by zooplankton through the composition of zooplankton stocks, selective metabolic utilization of ingested material, discriminant feeding and the biological and physicochemical properties of fecal material and other aggregates.

The importance of zooplankton in regulating sedimentation of biogenic material is becoming increasingly evident. The present paper has attempted to summarize the most vital aspects of these zooplankton-moderated regulatory processes. I hope that a zooplanktological perspective - often neglected in the past - has been offered to aid in the interpretation of the vertical flux of particles in the ocean.

Acknowledgements

My thanks to B. von Bodungen, U. Bathmann, M. Voss, R.

Lampitt, K. Estep, V. Smetacek, J. Lenz, G. Graf, R. Peinert, Hein Rune Skoldal, C. Hopkins and U. Passow for many fruitful discussions over the years. Further gratitude goes to P. Fritsche, R. Werner, C. Schmager-Noji, M. Wunsch, I. Bock, U. Zeller, A. Antia and B. Klein for assistance during data collection and analysis. Financial support came from the Sonderforschungsbereich 313 (Kiel, F. R. G.) and from the Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Forskningsråd. This is contribution no. xxx of the SFB 313.

References

- Allredge, A.L., Cohen, Y. (1987). Can microscale chemical patches persist in the sea? Microelectrode study of marine snow, fecal pellets. *Science* 235:689-691
- Allredge, A.L., Cole, J.J., Caron, D.A. (1986). Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. *Limnol. Oceanogr.* 31:68-78
- Allredge, A.L., Gotschalk, C.C. (1988). In situ settling behavior of marine snow. *Limnol. Oceanogr.* 33(3):339-351
- Allredge, A.L., Gotschalk, C.C., MacIntyre, S. (1987). Evidence for sustained residence of macrocrustacean fecal pellets in surface waters off southern California. *Deep-Sea Res.* 34:1641-1652
- Angel, M.V. (1984). Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: Fasham, M. (ed.) *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. Plenum Press, New York, pp. 475-516
- Barthel, K.-G. (1986). Die Stellung dominanter Copepoden-Arten im Nahrungsgefuege typischer Wassermassen der Grönland See. *Ber. Inst. Meeresk. Univ. Kiel* 158:1-107
- Barthel, K.-G. (1988). Feeding of three Calanus species on different phytoplankton assemblages in the Greenland Sea. *Meeresforsch.* 32:92-106
- Bary, B.M. (1967). Diel vertical migrations of underwater scattering, mostly in Saanich Inlet, British Columbia. *Deep-Sea Res.* 14:35-50
- Bathmann, U., Noji, T.T., Bodungen, B.von (1990). Copepod grazing potential in late winter - a factor in the control of spring phytoplankton growth? *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 60:225-233
- Bathmann, U., Noji, T.T., Bodungen, B.von (in preparation). Sedimentation of pteropods in the Norwegian Sea in autumn.

- Bathmann, U.V., Noji, T.T., Voss, M., Peinert, R. (1987). Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38:45-51
- Bathmann, U., Peinert, R., Noji, T.T., Bodungen, B.von (in press). Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea. *Progr. Oceanogr.*
- Biddanda, B.A., Pomeroy, L.R. (1988). Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42:79-88
- Bienfang, P.K. (1980). Herbivore diet affects fecal pellet settling. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:1352-1357
- Bishop, J.K.B., Edmond, J.M., Ketten, D.R., Bacon, M.P., Silker, W.B. (1977). The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 24:511-548
- Bodungen, B.von (1986). Phytoplankton growth and krill grazing during spring in the Bransfield Strait, Antarctica - implications from sediment trap collections. *Polar Biol.* 6:153-160
- Bodungen, B.von (1989). Pelagische Primärproduktion und vertikaler Partikelfluß im Ozean. Methodische und konzeptuelle Aspekte. *Habil. Thesis, Univ. Kiel*, 156 pp.
- Bruland, K.W., Silver, M.W. (1981). Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (salps, pteropods, doliolids). *Mar. Biol.* 63:295-300
- Båmstedt, U., Tande, K. (1988). Physiological responses of Calanus finmarchicus and Metridia longa (Copepoda: Calanoida) during the winter-spring transition. *Mar. Biol.* 99:31-38
- Cho, B.C., Azam, F. (1988). Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* 332:441-443

- Christoffersen, K., Jespersen, A.-M. (1986). Gut evacuation rates and ingestion rates of Eudiaptomus graciloides measured by means of the gut fluorescence method. J. Plankt. Res. 8(5):973-983
- Clarke, A. (1987). Temperature, latitude and reproductive effort. Mar. Ecol. Prog. Ser. 38:89-99
- Clarke, A., Quetin, L.B., Ross, R.M. (1988). Laboratory and field estimates of the rate of faecal pellet production by Antarctic krill, Euphausia superba. Mar. Biol. 98:557-563
- Cushing, D.H. (1975). Marine ecology and fisheries. Cambridge Univers. Press, Cambridge
- Dagg, M.J., Walser, W.E. (1986). The effect of food concentration on fecal pellet size in marine copepods. Limnol. Oceanogr. 31(5):1066-1071
- Dagg, M.J., Walser, W.E. (1987). Ingestion, gut passage, and egestion by the copepod Neocalanus plumchrus in the laboratory and in the subarctic Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 32(1):178-188
- Dam, H.G., Peterson, W.T. (1988). The effect of temperature on the gut clearance rate constant of planktonic copepods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 123:1-14
- Donaghay, P., Small, L.F. (1979). Food selection capabilities of the estuarine copepod Acartia clausi. Mar. Biol. 52:137-146
- Emerson, C.W., Roff, J.C. (1987). Implications of fecal pellet size and zooplankton behavior to estimates of pelagic-benthic carbon flux. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35:251-257
- Estep, K., MacIntyre, F. (1989). Taxonomy, life cycle, distribution and dasmotrophy of Chrysochromulina: a theory accounting for scales, haptonema, muciferous bodies and toxicity. Mar. Ecol. Prog. Ser. 57: 11-21
- Everson, I. (1982). Diurnal variations in mean volume backscattering strength of an Antarctic krill (Euphausia superba) patch. J.

- Plankton Res. 4(1):155-162
- Fellows, D.A., Karl, D.M., Knauer, G.A. (1981). Large particle fluxes and the vertical transport of living carbon in the upper 1500 m of the northeast Pacific Ocean. Deep-Sea Res. 28(9):921-936
- Ferrante, J.G., Parker, J.I. (1977). Transport of diatom frustules by copepod fecal pellets to the sediments of Lake Michigan. Limnol. Oceanogr. 22(1):92-98
- Fowler, S.W., Fisher, N.S. (1983). Viability of marine phytoplankton in zooplankton fecal pellets. Deep-Sea Res. 38(9):963-969
- Fowler, S.W., Small, L.F. (1972). Sinking rates of euphausiid fecal pellets. Limnol. Oceanogr. 17:293-296
- Fowler, S.W., Buat-Menard, P., Yokoyama, Y., Ballestra, S., Holm, E., Nguyen, H.V. (1987). Rapid removal of Chernobyl fallout from Mediterranean surface waters by biological activity. Nature 329:56-58
- Gauld, D.T. (1957). A peritrophic membrane in calanoid copepods. Nature 179:325-326
- Gilmer, R.W., Harbison, G.R. (1986). Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Periclididae (Gastropoda: Thecosomata). Mar. Biol. 91:47-57
- Gowing, M.M., Silver, M.W. (1983). Origins and micro-environments of bacteria mediating fecal pellet decomposition in the sea. Mar. Biol. 73:7-16
- Guralnik, D.B. (1968) (ed.). Webster's New World Dictionary. World Publ. Co., New York
- Haberyan, K.A. (1985). The role of copepod fecal pellets in the deposition of diatoms in Lake Tanganyika. Limnol. Oceanogr. 30(5):1010-1023
- Head, E.J.H. (1988). Copepod feeding behavior and the measurement of

- grazing rates in vivo and in vitro. Hydrobiologia 167:31-41
- Head, E.J.H., Bedo, A., Harris, L.R. (1988). Grazing, defecation and excretion rates of copepods from inter-island channels of the Canadian Arctic archipelago. Mar. Biol. 99:333-340
- Heinrich, A.K. (1962). The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. Int. Explor. Mer. 27:15-24
- Herndl, G.J. (1988). Ecology of amorphous aggregations (marine snow) in the Northern Adriatic Sea. II. Microbial density and activity in marine snow and its implication to overall pelagic processes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 48:265-275
- Herndl, G.J., Peduzzi, P. (1988). The ecology of amorphous aggregations (marine snow) in the northern Adriatic Sea: I. General considerations. Mar. Ecol. 9(1):79-90
- Hirche, H.-J. (1983). Overwintering of Calanus finmarchicus and Calanus helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11:281-290
- Hoffmann, E.E., Klinck, J.M., Paffenhöfer, G.-A. (1981). Concentrations and vertical fluxes of zooplankton fecal pellets on a continental shelf. Mar. Biol. 61:327-335
- Honjo, S., Roman, M.R. (1978). Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. J. mar. Res. 36:45-57
- Hopkins, C.C.E., Falk-Petersen, S., Tande, K., Eilertsen, H.C. (1978). A preliminary study of zooplankton sound scattering layers in Balsfjorden: structure, energetics, and migrations. Sarsia 63(4):255-264
- Huntley, M.E., Barthel, K.-G., Star, J.L. (1983). Particle rejection by Calanus pacificus: discrimination between similarly sized particles. Mar. Biol. 74:151-160
- Høpner-Petersen, G., Curtis, M.A. (1980). Differences in energy flow

- through major components of subarctic, temperate and tropical marine shelf ecosystems. *Dana* 1:53-64
- Ikeda, T. (1970). Relationship between respiratory rate and body size in marine planktonic animals as a function of the temperature of habitat. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 21:91-112
- Iseki, K. (1981). Particulate organic matter transport to the deep-sea by salp fecal pellets. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5:55-60
- Jacobsen, T.R., Azam, F. (1984). Role of bacteria in copepod fecal pellet decomposition, colonisation, growth rates and mineralisation. *Bull. Mar. Sci.* 35:495-502
- Jacobson, D.M., Anderson, D.M. (1986). Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.* 22:249-258
- Karl, D.M., Knauer, G.A., Martin, J.H. (1988). Downward flux of particulate organic matter in the ocean: a particle decomposition paradox. *Nature* 332:438-441
- Komar, P.D., Morse, A.P., Small, L.F. (1981). An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.* 26:172-180
- Krause, M. (1981). Vertical distribution of fecal pellets during FLEX' 76. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 34:313-327
- Lampitt, R.S. (1985). Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.* 32:885-897
- Lampitt, R., Noji, T.T., Bodungen, B.v. (1990). What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux *Mar. Biol.* 104:15-23
- Lee, C., Wakeham, S.G. and Hedges, G.I. (1988). The measurement of oceanic particle flux - are swimmers a problem? *Oceanography* 1:34-36

- Lochte, K., Turley, C.M. (1988). Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature* 333:67-69
- Longhurst, A.G., Harrison, W.G. (1988). Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep-Sea Res.* 35:881-889
- Lorenzen, C.J., Welschmeyer, N.A. (1983). The in situ sinking rates of herbivore fecal pellets. *J. Plankt. Res.* 5(6):929-933
- Lovelock, J. (1979). *Gaia: a new look at life on earth*. Oxford University Press, Oxford
- Madin, L.P. (1982). Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters. *Mar. Biol.* 67:39-45
- Marshall, S.M., Orr, A.P. (1972). *The biology of a marine copepod*. Springer Verlag, Berlin
- Matsueda, H., Handa, N., Inoue, I., Takano, H. (1986). Ecological significance of salp fecal pellets collected by sediment traps in the eastern North Pacific. *Mar. Biol.* 91:421-431
- McCarthy, J.J., Brewer, P.G., Feldman, G. (1986). Global Ocean Flux. *Oceanus* 29:16-26
- McCave, I.N. (1975). Vertical flux of particles in the ocean. *Deep-Sea Res.* 22:491-502
- Miller, D.G.M., Hampton, I., Henry, J., Abrams, R.W., Cooper, J. (1985). The relationship between krill food requirements and phytoplankton production in a sector of the southern Indian Ocean. In: Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (eds.) *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Springer Verlag, Berlin, pp. 362-371
- Moore, H.B. (1931). The specific identification of faecal pellets. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 17:359-365
- Nagasawa, S., Nemoto, T. (1988). Presence of bacteria in guts of marine crustaceans and on their fecal pellets. *J. Plankton Res.*

- 10(3):559-564
- Nixon, S.W. (1988). Physical energy inputs and comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33(4):1005-1025
- Noji, T. (submitted). Laboratory measurements of sedimentation velocities of differently sized fecal pellets and mucous aggregates from pteropods. *Deep-Sea Research*
- Noji, T.T. (1989). The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea. *Ber. SFB 313* 17:1-183
- Noji, T., Bathamnn, U., Klein, B. (submitted). Clearance of small particles by the copepod Calanus finmarchicus and the euthecosomatous pteropod Limacina retroversa. *Hydrobiologia*
- Noji, T., Estep, K., MacIntyre, F., Norrbin, F. (in preparation). The fragmentation of fecal pellets (coprorhexy) by three species of copepods and its ecological implications. *Meeresforschung*.
- Noji, T.T., Passow, U., Smetacek, V. (1986). Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. I. Development and sedimentation of phyto-plankton blooms. *Ophelia* 26:333-349
- Nott, J.A., Corner, E.D.S., Mavin, L.J., O'Hara, S.C.M. (1985). Cyclical contributions of the digestive epithelium to faecal pellet formation by the copepod Calanus helgolandicus. *Mar. Biol.* 89:271-279
- Peinert, R., Bathmann, U.V., Bodungen, B.von, Noji, T.T. (1987). The impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian Current. *SCOPE/UNEP* 62:149-164
- Pilskaln, C.H., Honjo, S. (1987). The fecal pellet fraction of biogeochemical particle fluxes to the deep sea. *Global Biogeochemical Cycles* 1:31-48
- Poulet, S.A., Harris, R.P., Martin-Jezequel, V., Moal, J., Samain, J.-F. (1986). Free amino acids in copepod faecal pellets.

Oceanologica Acta 9(2):191-197

- Prézelin, B., Alldredge, A. (1983). Primary production in marine snow during and after an upwelling event. *Limnol. Oceanogr.* 28:1156-1167
- Sameoto, D., Guglielmo, L., Lewis, M.K. (1987). Day/night vertical distribution of euphausiids in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 96:235-245
- Samtleben, C., Bickert, T. (1989). Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea. *Ber. SFB 313, University of Kiel*, pp. 1-44
- Sasaki, H., Hattori, H., Nishizawa, S. (1988). Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. *Deep-Sea Res.* 35:505-515
- Schrader, H.-J. (1971). Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic diatoms. *Science* 174:55-57
- Sieburth, J. McN. (1988). The trophic roles of bacteria in marine ecosystems are complicated by synergistic-consortia and mixotrophic-cometabolism. *Prog. Oceanogr.* 21:117-128
- Sieburth, J.McN., Johnson, P.W., Eberhardt, M.A., Sieracki, M.E., Lidstrom, M. (1987). The first methane-oxidizing bacterium from the upper mixing layer of the deep ocean: Methylomonas pelagica sp. nov.. *Current Microbiology* 14:285-293
- Silver, M.W., Bruland, K.W. (1981). Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "cells". *Mar. Biol.* 62:263-273
- Simard, Y., Lacroix, G., Legendre, L. (1985). In situ twilight grazing rhythm during diel vertical migrations of a scattering layer of Calanus finmarchicus. *Limnol. Oceanogr.* 30(3):598-606
- Smayda, T.J. (1969). Some measurements of the sinking rate of fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.* 14:621-625

- Smayda, T. (1970). The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 8:353-414
- Smetacek, V. (1985). Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* 84:239-251
- Smith, K.L., Williams, P.M., Druffel, E.R.M. (1989). Upward fluxes of particulate organic matter in the deep North Pacific. *Nature* 337:724-726
- Strass, V., Woods, J.D. (1988). Horizontal and seasonal variation of density and chlorophyll profiles between the Azores and Greenland. In: Rothschild, B.J. (ed.) *Toward a theory on biological-physical inter-actions in the world ocean.* Kluwer Academic Publ., pp. 113-136
- Suess, E. (1988). Effects of microbe activity. *Nature* 333:17-18
- Vinogradov, M.E. (1962). Feeding of deep-sea zooplankton. *Rapp.Proc.Verb.Cons.Perm.Int.Explor.Mer.* 153:114-120
- Wiborg, K.F. (1976 a). Quantitative distribution of zooplankton in the coast and bank areas of western and northwestern Norway during March-June 1959-1966. *FiskDir. Skr. Ser. HavUnders.* 16:259-277
- Wiborg, K.F. (1976 b). Variations in zooplankton volumes at the permanent oceanographic stations along the Norwegian coast and at weathership station M(ike) in the Norwegian Sea during the years 1949 - 1972. *FiskDir. Skr. Ser. HavUnders.* 16:465-487
- Wolf, K.U., Woods, J.D. (1988). Lagrangian simulation of primary production in the physical environment - the deep chlorophyll maximum and nutricline. In: Rothschild, B.J. (ed.) *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean.* Kluwer Academic Publish., pp. 51-70
- Woods, J.D., Onken, R. (1982). Diurnal variation and primary

production in the ocean - preliminary results of a Lagrangian ensemble model. J. Plankt. Res. 4:735-756

Yen, J. (1983). Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation, and season on predation rates of the carnivorous copepod Euchaeta elongata. Mar. Biol. 75:69-77

Yen, J. (1985). Selective predation by the carnivorous marine copepod Euchaeta elongata: laboratory measurements of predation rates verified by field observations of temporal and spatial feeding patterns. Limnol. Oceanogr. 30(3):577-597

Yohikoshi, K. (1980). On the structure and function of the alimentary canal of Tigriopus japonicus (Copepoda; Harpacticoida) - II. Cellular renewal in the mid-gut epithelium. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 46:705-710

Yoshikoshi, K., Ko, Y. (1988). Structure and function of the peritrophic membranes of copepods. Nippon Suisan Gakkaishi 54:1077-1082

Figure legends

Figure 1. Fate of pelagic biogenic material. The export of material out of the pelagic or benthic systems is relatively small. Advection is only a factor on a regional scale.

Figure 2. The chief quantitative and qualitative influences of zooplankton on sedimentation.

Influence of Zooplankton
on Sedimentation

Quantity

Enhance Sedimentation

Fecal material and other aggregates

Cadavers and hard bodily parts

Vertical
migration

Inhibit Sedimentation

Utilization of
POM

Destruction of aggregates

Quality

Selective utilization
of ingested material

Discriminant feeding

Biological and physicochemical properties
of fecal material and other aggregates

Image-analysis of fecal material grazed upon by three species of copepods. Evidence for coprorhexy, coprophagy and "decompaction"¹.

-Thomas T. Noji¹, Kenneth W. Estep¹, Ferren MacIntyre², and Fredrika Norrbin³

1-Institute of Marine Research, Norwegian Image-Analysis Centre for Aquatic and Fisheries Research, P.O. Box 1870, 5024 Bergen-Nordnes, Norway

2-A/S Pixelwerks, Strandkaien 18/20, P.O. Box 1008, 5001 Bergen, Norway

3-Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø, Dramsvn. 201 B, 9000 Tromsø, Norway

Abstract

Experiments involving 3 species of copepods (Acartia clausii, Pseudocalanus elongatus and Calanus finmarchicus) incubated with freshly produced copepod fecal material were conducted and analyzed using automatic image-analysis. For two species (A. clausii and C. finmarchicus) the bulk of fecal material was not ingested but was fragmented. This process, coprorhexy, was accompanied by a shift toward smaller particles in the particle size-spectrum. Increases in total volume of the fecal particles after incubation with these copepods led us to acknowledge a process of "decompaction" of fecal material, which was enhanced through manipulation by the copepods. For the third species (P. elongatus), coprorhexy and decompaction were coupled with coprophagy (ingestion of the fecal material). Calculations indicated that the combined effect of coprorhexy and decompaction reduced sinking velocities of particles by up to 50%. These processes increase pelagic residency time of particles, increase substrate area for aerobic microbes and presumably enhance remineralization of particulate organic matter.

Kurzfassung

Experimente wurden an drei Copepodenarten (Acartia clausii,

¹ We are looking for a NEW NAME

Pseudocalanus elongatus and Calanus finmarchicus) und frisch produziertem Kotmaterial von Copepoden durchgeführt und mit Hilfe automatischer Bildanalyse ausgewertet. In zwei Versuchsserien (A. clausii and C. finmarchicus) wurde das Kotmaterial zerkleinert aber nicht ingestiert. Dieser Prozess - Coprorhexy - wurde von einer Verschiebung des Partikelgrößenspektrums zu kleineren Partikeln begleitet. Eine Erhöhung des Gesamt-Partikelvolumens wies auf eine Auflockerung des Kotmaterials - "Decompaction" - hin; Decompaction wurde durch den Kontakt der Copepoden mit dem Kotmaterial verstärkt. Bei der dritten Art (P. elongatus) war Coprorhexy mit Coprophagy - Ingestion von Kotmaterial - gekoppelt. Berechnungen zeigen, daß Coprorhexy und Decompaction die Sinkgeschwindigkeit der Partikel bis zu 50% erniedrigen. Diese Prozesse führen zu einer erhöhten pelagischen Verweildauer der Partikel, zu einer Vergrößerung der Substratfläche für aerobe Mikroben und vermutlich zur verstärkten Remineralisation partikulären organischen Materials im Ozean .

Introduction

The fate of pelagic particles is spatiotemporally variable (Deuser *et al.* 1981, Lampitt 1985, Honjo *et al.* 1988), and this variability has traditionally been explained through physico-biological models, e.g. "new vs. regenerated production" (Dugdale and Goering 1967), and grazing of organic material by zooplankton (e.g. Frost 1987; Peinert *et al.* 1987; Bathmann *et al.* 1990). However, the properties of the particles, i.e. morphology, composition and size, strongly influence their tendency toward retention in or export from any depth-layer (e.g. Bienfang 1980; Alldredge and Gotschalk 1988). Hence, describing the *in situ* modification of biogenic particles in the pelagic system is essential for understanding their fate - in extreme cases their deposition at the sea-floor or recycling in the pelagial.

Two important and opposing processes of modification are aggregation and disaggregation. Small particles may aggregate (Smetacek 1985) and sink as marine snow (Lampitt 1985, Alldredge *et al.* 1986) or they may be eaten and sink as aggregates in the form of compacted

fecal material (Pilskaln and Honjo 1987, Wakeham and Canuel 1988). In contrast, disaggregation may occur via hydrographic stress, lysis by large attached bacteria (Cho and Azam 1988), autolysis associated with phytoplankton (Noji *et al.* 1986) and animal-induced fragmentation. Of these processes, only the last has been documented for fecal material and is called coprorhexy (Lampitt *et al.* 1990). Fragmentation of larger particles may be an important step in pelagic remineralization of material (Cho and Azam 1988, Karl *et al.* 1988, Suess 1988), and coprorhexy is one possible means of such fragmentation.

The aim of the present study was to assess the importance of coprophagy and coprorhexy in the modification (including fragmentation) of fecal material. In particular, we studied the effect of copepod grazing on copepod feces in terms of changing surface areas and volumes of fecal particles. The significance of the findings for sinking velocities of particles, substrate area for aerobic microbes and the remineralization of particulate organic matter is discussed.

Material and Methods

Preparation

The study was conducted from 10 to 19 June 1988 in Herdla, Norway at the Marine Biological Station of the University of Bergen. Copepods for experimentation were collected from surface waters of two nearly adjacent fjords (60° 30'N, 05° 00'E), Fauskangerpollen and Hjeltefjorden, about 30 km northwest of Bergen.

Zooplankton was collected using WP-2 nets with a collecting area of 0.79 m² and mesh sizes of 200 and 500 µm. Nets were fitted with 10-l cod ends containing removable plastic bags designed to minimize injury to animals. Subsamples of the two size fractions, the smaller of which was dominated by the copepods, Pseudocalanus elongatus, Acartia clausii and Oithona similis, and the larger fraction by Calanus finmarchicus, were transferred separately to 5-l glass jars and placed in water baths at ambient surface temperature (approx. 12°C). Daily feeding of the

zooplankton with a mixture of natural and cultured phytoplankton (Chroomonas sp. and Chaetoceros spp.) as well as removal of fecal pellets through siphoning was routine. Prior to each experiment zooplankters were sorted according to species and sex, and placed in filtered (using GF/F glass-fibre filters) seawater for at least 3 h to allow gut clearance. Fecal pellets (<24 h-old) were carefully cleaned through repeated pipetting into filtered seawater. Following gut clearance, copepods were pipetted into incubation bottles (300 ml, polyethylene) filled with filtered (using GF/F glass-fibre filters) seawater. The clean fecal pellets were split volumetrically and aliquots added to the bottles. Bottles were then topped with filtered seawater to exclude bubbles and allowed to float for 21 h (early afternoon to late morning) in a shaded area at the station's pier. Continual wave action presumably held particles in suspension. At the end of incubation the contents of these bottles were preserved with buffered formaldehyde (final concentration 0.4%). Subsamples (50 ml) for image-analysis were permitted to settle in Utermöhl chambers for exactly 1 h. Comparisons of results from subsamples settling for 48 h revealed no substantial differences for the size ranges measured in this study.

Three series of experiments were conducted. Each series consisted of incubations involving (1) one selected species of copepod with fecal pellets (referred to as "grazing incubations"), (2) only the copepod species or (3) only pellets. For experiments with Acartia clausii and Pseudocalanus elongatus, pellets of 180-250 μm in length collected from the above-described smaller copepod size fraction were used; for Calanus finmarchicus, pellets of 500-650 μm in length from the larger fraction were used. Calculations from volume measurements on fecal material used in these incubations showed that concentrations of material in these experiments corresponded to 600, 1200 and 20 fecal pellets per liter for the Acartia clausii, Pseudocalanus elongatus and Calanus finmarchicus series of incubations, respectively. The first two concentrations compare well with values of 500 to 2000 per liter for similarly sized fecal pellets in surface waters (Smetacek 1980). The concentration of the larger fecal pellets is similar to that (10 pellets per liter) recorded at the surface in the Norwegian Sea in late spring (Bathmann *et al.* 1987). With the exception of the grazing incubations of P. elongatus with fecal pellets, all bottles were conducted in parallel. The numbers of copepods per bottle were 10, 10 and

2 for A. clausii, P. elongatus and C. finmarchicus, respectively. Only adult female copepods were selected.

Analysis

Total numbers, size and shape of particles (for equations see Estep *et al.* 1986) were automatically determined using a Zeus image-analysis system (A/S Pixelwerks, Bergen) (Estep and MacIntyre 1989). The system used for this study consisted of a Zeus computer with Zeus software, a Macintosh SE computer with 20 Mb-hard disk, a Dage-MTI 67 M camera with a Passecon camera tube, and Mitsubishi C3479 color monitor. The video camera was attached to a Zeiss Axioplan microscope with brightfield, darkfield, fluorescence and Nomarski DIC optics.

Upper and lower particle size-fractions for each sample were analyzed using transmitted light. For incubations involving pellets of 180-250 μm in length, size ranges for length of 2-40 and 41-250 μm were analyzed. Size ranges for length of 2-40 and 41-650 μm were analyzed for incubations with pellets of 500-650 μm in length. An analysis was considered complete when a minimum of 300 particles or 15 fields of vision for one size range had been counted. Visual characteristics of the material were noted from the monitor and directly from the microscope.

For each of the three series of species-specific experiments, a data set of the combined results from the control incubations (fecal pellets only and copepods only) was constructed. Differences in the image-analyzed volumes of individual samples were taken into consideration during the construction of these "theoretical controls".

Sinking velocities of the fecal particles were calculated according to the Stoke's equation for spheres as modified by Komar *et al.* (1981). We used this equation, as opposed to others for larger particles reported by Alldredge and Gotschalk (1981) and Deibel (1990), since the particles in our experiments were small (Reynolds number < 0.5 , Komar *et al.* 1981) and the equation was constructed for fecal material. We assumed a density of $1.20 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ (Lampitt *et al.* 1990) for fresh fecal material. Grazing-related decreases in the density of fecal particles were calculated for Acartia and Calanus incubations under the assumption that the quantity of fecal

material in controls and grazing incubations remained constant. Sinking velocities were calculated using the corrected values for density.

Results

In the *Acartia* series of incubations the mean surface area of fecal particles (Fig. 1 a) in the upper (41-250 μm in length) size-fraction was smaller in grazing incubations than in the theoretical controls. In contrast, in the lower (lengths of 2-40 μm) size-fraction the mean surface area was greater in the grazing incubations than in the controls. A similar pattern was observed for values of mean volume (Fig. 1 b). The concentration of particles expressed in terms of area (Fig. 1 c) and volume (Fig. 1 d) in the grazing and control incubations also were similar to each other in trend; both parameters in both size-fractions were greater in the grazing incubations than in the theoretical controls. The differences were particularly pronounced in the lower size-fraction compared with those of the upper fraction. The concentration of particle surface area and volume over the whole size-range (sum of the size-fractionated values) was accordingly greater in the grazing incubations, i.e. there appeared to be an increase in fecal material following incubation with copepods. The size-frequency distribution of surface areas of individual particles (as percent of total number of particles in the respective size-fraction) is presented for grazing incubations and the theoretical control (Fig. 2). In the 2-40 μm size-fraction for length, a large peak in the smallest particles of the control (Fig. 2 a, upper left) was evident; the corresponding peak was much smaller in the grazing incubations (Fig. 2 a, lower left). However, particles in this 2-40 μm size-range with a surface area $> 500 \mu\text{m}^2$ were more frequent in the grazing incubations (Fig. 2 a, lower right). Note that the largest particles in the 41-250 μm size-range were more abundant in the control than in the grazing incubation (Fig. 2 b, upper and lower right).

In the *Calanus* series the findings were similar to those of the *Acartia* series. The mean surface area (Fig. 3 a) and mean volume (Fig. 3 b) of particles from the grazing incubations were smaller in the upper size-fraction and greater in the lower fraction. Higher concentrations of surface area (Fig. 3 c) and volume (Fig. 3 d) were consistently observed in

the grazing incubations. A comparison of the size-frequency distribution of particle surface areas again showed that for particles with lengths of 2-40 μm , the particles with smallest surface areas were more frequent in the control than in the grazing incubation (Fig. 4 a, upper and lower left), and the particles with surface areas between 500 and 4000 μm^2 were more frequent in the grazing incubation than in the control (Fig. 4 a, upper and lower right). In the 41-650 μm size-fraction, the largest particles (Fig. 4 b, upper and lower right) were more frequent in the control than in the grazing incubation.

The findings from the Pseudocalanus series differed in certain aspects from those described above. Mean surface area and mean volume of particles in the upper and lower fractions (Fig. 5 a and b) of the grazing incubations were less than and greater than those in the theoretical control and, therewith, were similar to the findings from the other two series. However, contrary to the previous findings, the concentrations for surface area and volume (Fig. 5 c and d) in the upper fraction of the grazing incubations were less than those of the control. Moreover, the total of the concentrations from both size-fractions was greater in the control than in the actual grazing incubation, i.e. less fecal material was present after incubation with these copepods. The size-frequency distributions of surface areas for grazing incubations and the theoretical control (Fig. 6 a and b) showed that particles with large surface areas were generally more frequent in the control than in the grazing incubation (Fig. 6 b, upper and lower right). Findings for the Acartia and Calanus series of incubations - higher frequency of smallest particles in the 2-40 μm size-range and of largest particles in the >41 μm size-range in the control - were not observed in the Pseudocalanus series.

Calculated sinking velocities of the fecal particles in the upper size-fraction (41-250 μm length) (Fig. 8) showed that the grazing-related decrease in mean particle volume reduced the mean sinking velocities by about 25 % for the Acartia and Pseudocalanus incubations. The corresponding decrease for the Calanus incubations was about 5 %. After correcting for grazing-related density reductions in fecal particles in the Acartia and Calanus incubations, the decreases in sinking velocity were about 50 and 25 %, respectively.

Microscopy of the analyzed material in all incubations revealed only

detritus and fragments of fecal pellets. No identifiable cells were detectable.

Discussion

Three main processes were apparently active in these series of incubations: coprorhexy, coprophagy and a process we call "decompaction", which translates from Greek to "the expansion of fecal material". These are discussed below.

Coprorhexy

Coprorhexy, the fragmentation of fecal material, was evident in all three series of grazing incubations particularly the Acartia and Calanus incubations (see Lampitt *et al.* 1990 for more information concerning coprorhexy). In the upper size-fraction, the smaller mean values for surface area and volume of fecal particles in the grazing incubations relative to the theoretical controls are interpreted to be a direct result of the fragmentation of fecal material via coprorhexy. The size-frequency distributions of the Acartia and Calanus incubations, whereby large particles were less frequent in grazing incubations, support these observations. In the lower size-fraction, the larger mean sizes of particles in all three series of grazing incubations were due to the addition of the coprorhexy-produced fecal fragments, which were generally not as fine as the particles in the pellet control. A large proportion of introduced fragments had surface areas between 500 and 4000 μm^2 , as indicated by the high percentage of particles with surface areas in this size-range especially in the Acartia and Calanus grazing incubations. The lower relative frequency of smallest particles in all grazing incubations compared with controls is another manifestation of the same effect, namely a shift from large to small fecal particles.

Coprophagy

Coprophagy was only evident in the Pseudocalanus grazing

incubations. In this case the total concentration of surface areas and more importantly of volumes of particles over the whole size-spectrum was higher in the theoretical control than in the grazing incubations. This indicates that ingestion of the fecal material occurred. The lower frequency of large particles in the grazing incubation compared with the control indicates that large particles may have been preferentially ingested. We do not maintain that coprophagy did not occur in the Acartia and Calanus grazing incubations, but it cannot be deduced from these data.

Decompaction

As stated above, coprophagy played a secondary role, if any, in the Acartia and Calanus grazing incubations, as the total volume of particles was not reduced in the grazing incubations as would be expected if significant amounts of the material had been ingested. In fact, the concentration of particle volume in these grazing incubations surprisingly increased by some process of loosening or "decompaction". The decompaction of fecal material presumably occurred, when the peritrophic membrane of the fecal pellet was ruptured or destroyed, resulting in the partial dispersal of the contents (Fig. 7), and coprorhexy presumably enhanced this process. The apparent volume displaced by the material consequently increased. This is an "optical illusion" delineated by the resolution of the applied optics and imaging system, in this case about 1 μm , which resulted in a larger measured volume of the same amount of material. It is analogous to the rupturing of a cushion, whereby the contents, although not actually increasing in mass, appear to increase in displaced volume. Interestingly, contrary to our usual concept of the formation of marine snow, whereby small particles combine to form larger ones, decompaction of dense material may also be considered to be a step in snow formation.

To summarize, three processes - coprorhexy, coprophagy and decompaction - influenced the size-frequency distribution of particles in incubations of copepods with fecal material. In two series of incubations

only coprorhexy and coprophagy were evident, while in the third all three processes appeared to exert an influence. We do not wish to speculate here as to why and when one process dominates the other. This should be left to further research. We do, however, wish to emphasize that coprorhexy may be a dominant feature in marine systems (see below) and perhaps an often unrecognized aspect of experimentation. Previous studies on grazing on fecal pellets (e.g. Ayukai 1987) may have mistaken coprorhexy for coprophagy, especially if the researchers were using the presence or absence of intact pellets as the criterium. We avoided this problem by measuring parameters over the continuous size-spectrum of particles, the process of which was made practicable by automatic image-analysis.

Ecological implications

One obvious consequence of coprorhexy and decompaction of fecal material is increased pelagic residence time of material due to reductions in sinking velocities (Fig. 8). In our study, coprorhexy and decompaction had comparable effects in reducing calculated sinking velocities of fecal particles by about 25 to 50 % together (Fig. 8). These effects would be about an order of magnitude larger, if the baseline for comparisons were sinking velocities of individual intact fecal pellets and not the average velocity of the spectrum of fecal particles studied here. A second important effect of coprorhexy and decompaction is an increase of substrate for aerobic microbes due to the geometrically enlarged total surface area of smaller particles and greater porosity of less dense particles. In addition, oxygenation of the particles is may be better, because they are lacking an intact peritrophic membrane (Alldredge and Cohen 1987). These consequences presumably enhance pelagic remineralizing processes and retention of nutrient salts in the productive upper ocean as well as reduce the vertical flux of organic particles.

Although studies such as the present one have been conducted only on surface feeding herbivorous zooplankters, in all ocean depths fragmentation and decompaction of fecal material may represent steps which facilitate the conversion of large, fast-sinking particles to small suspended ones, the precursors of the microbially mediated transition from particulate to dissolved organic matter (e.g. Cho and Azam 1988,

Karl *et al.* 1988, Sasaki *et al.* 1988, Suess 1988). Moreover, the oxygenating effect on the bacterial consortia of anaerobic microparticles (Sieburth 1988) may be of importance for the rates and modes of remineralization of POM, as implied from studies on oxic/anoxic remineralization by bacteria on various substrates (e.g. Sieburth 1987).

Acknowledgements

Our gratitude goes to the Norwegian Program for Marine Arctic Ecology (PROMARE) for sponsoring the workshop, "The role of zooplankton grazing and defecation in pelagic carbon and nitrogen cycles", during which this work was conducted. Further financial support was given by the Sonderforschungsbereich 313 (Noji) and the Royal Norwegian Council for Scientific and Industrial Research (NTNF) (Noji and Estep). Special gratitude goes to U. Båmstedt and N. Swanberg for organization during the workshop and A/S Pixelwerks for the use of video equipment. D. Morris aided in data transformation. J. Nejstgaard provided the algal cultures. J. McN. Sieburth and C. Noji provided valuable suggestions for the manuscript. This is contribution no. 66 of SFB 313 at the University of Kiel, F.R.G. and no. xx of the Norwegian Image-Analysis Centre for Fisheries and Aquatic Research.

Allredge, A.L.; Cole, J.J.; Caron, D.A., 1986: Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. *Limnol. Oceanogr.* **31**, 68-78.

Allredge, A.L.; Cohen, Y., 1987: Can microscale chemical patches exist in the sea? Microelectrode study of marine snow, fecal pellets. *Science* **235**, 689-691.

Allredge, A.L.; Gotschalk C., 1988: In situ settling behavior of marine snow. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 339-351.

Ayukai, T., 1987: Rate of filtering of fecal pellets by Acartia omorii (Copepoda; Calanoida). *J. Oceanogr. Soc. Japan* **42**, 487-489.

Bathmann, U.V.; Noji, T.T.; Voss, M.; Peinert, R., 1987: Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38**, 45-51.

Bathmann, U.; Noji, T.T.; Bodungen, B.v., 1990: Copepod grazing potential in late winter - a factor in the control of spring phytoplankton growth? *Mar.Ecol.Prog.Ser.* **60**, 225-233.

Bienfang, P.K., 1980: Herbivore diet affects fecal pellet settling. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**, 1352-1357.

Cho, B.C.; Azam, F., 1988: Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* **332**, 441-443.

Deibel, D., 1990: Still-water sinking velocity of fecal material from the pelagic tunicate Doliolletta gegenbauri. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **62**, 55-60.

Deuser, W.G.; Ross, E.H.; Anderson, R.F., 1981: Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid

transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Res.* **28**, 495-505.

Dugdale, R.C.; Goering, J.J., 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 196-206.

Estep, K.W.; MacIntyre, F.; Hjørleifsson, E.; Sieburth, J., 1986: MacImage: a user-friendly image-analysis system for the accurate mensuration of marine organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**, 243-253.

Estep, K.W.; MacIntyre, F., 1989: Counting, sizing, and identification of algae using image analysis. *Sarsia* **74**, 261-268.

Frost, B., 1987: Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus* spp.. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **39**, 49-68.

Honjo, S.; Manganini, S.J.; Wefer, G., 1988: Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. *Deep-Sea Res.* **35**, 1223-1234.

Karl, D.M.; Knauer, G.A.; Martin, J.H., 1988: Downward flux of particulate organic matter in the ocean: a particle decomposition paradox. *Nature* **332**, 438-441.

Komar, P.D.; Morse, A.P.; Small, L.F.; Fowler, S.W., 1981. An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.* **26**, 172-180.

Lampitt, R.S., 1985: Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.* **32**, 885-897.

Lampitt, R.; Noji, T.T.; Bodungen, B.v., 1990: What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Mar.Biol.* **104**, 15-23.

Noji, T.T.; Passow, U.; Smetacek, V., 1986: Interaction between pelagial

and benthal during autumn in Kiel Bight. I. Development and sedimentation of phytoplankton blooms. *Ophelia* **26**, 333-349.

Peinert, R.; Bathmann, U.V.; Bodungen, B.v.; Noji, T.T., 1987: The impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian Current. *SCOPE/UNEP* **62**, 149-164.

Pilskaln, C.H.; Honjo, S., 1987: The fecal pellet fraction of biogeochemical particle fluxes to the deep sea. *Global Biogeochemical Cycles* **1**, 31-48.

Sasaki, H.; Hattori, H.; Nishizawa, S., 1988: Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. *Deep-Sea Res.* **35**, 505-515.

Sieburth, J. McN., 1987: Contrary habitats for redox-specific processes: methanogenesis in oxic waters and oxidation in anoxic water. In: Sleight, M.A. (Ed.): *Microbes in the sea*. New York: John Wiley and Sons, 11-38.

Sieburth, J. McN., 1988: The trophic roles of bacteria in marine ecosystems are complicated by synergistic-consortia and mixotrophic-cometabolism. *Prog. Oceanog.* **21**, 117-128.

Smetacek, V., 1980: Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar.Coast. Mar. Sci.* **2**, 477-490.

Smetacek, V., 1985: Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* **84**, 239-251.

Suess, E., 1988: Effects of microbe activity. *Nature* **333**, 17-18.

Wakeham, S.G.; Canuel, E.A., 1988: Organic geochemistry of particulate matter in the eastern tropical North Pacific Ocean: implications for particle dynamics. *J. Mar. Res.* **46**, 183-213.

Figure legend

Figure 1. Means (a and b) and concentrations (c and d) of surface area and volume of fecal particles from the theoretical control (n=777 for the 2-40 μm range; n=914 for the 41-250 μm range) and from the grazing incubations (n=559 for the 2-40 μm range; n=911 for the 41-250 μm range) for Acartia experiments.

Figure 2. Size-frequency distribution of surface areas of fecal particles from the theoretical control and grazing incubations in Acartia experiments. In the length-range 2-40 μm (a), n=777 and 559 for the control and grazing incubation, respectively; in the length-range 41-250 μm (b), n=914 and 911 for the respective incubations. Each of the 8 abscissas consists of 50 bins. Values as percent of the number of particles in one bin relative to the total number of particles per size range and incubation type.

Figure 3. Means (a and b) and concentrations (c and d) of surface area and volume of fecal particles from the theoretical control (n=491 for the 2-40 μm range; n=432 for the 41-650 μm range) and from grazing incubations (n=317 for the 2-40 μm range; n=402 for the 41-250 μm range) for Calanus experiments.

Figure 4. Size-frequency distribution of surface areas of fecal particles from the theoretical control and grazing incubations in Calanus experiments. In the length-range 2-40 μm (a), n=460 and 317 for the control and grazing incubation, respectively; in the length-range 41-650 μm (b), n=432 and 402 for the respective incubations. Each of the 8 abscissas consists of 50 bins. Values as percent of the number of particles in one bin relative to the total number of particles per size range and incubation type.

Figure 5. Means (a and b) and concentrations (c and d) of surface area and

volume of fecal particles from the theoretical control (n=428 for the 2-40 μm range; n=201 for the 41-250 μm range) and from grazing incubations (n=358 for the 2-40 μm range; n=581 for the 41-250 μm range) for Pseudocalanus experiments.

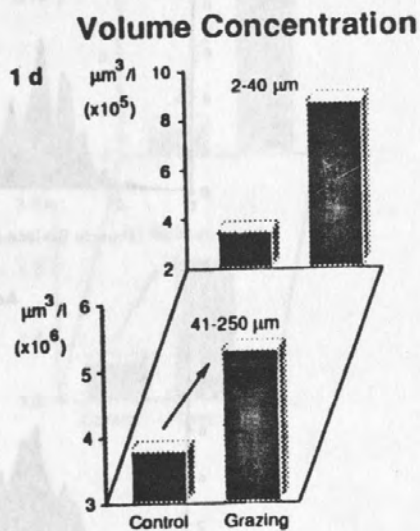
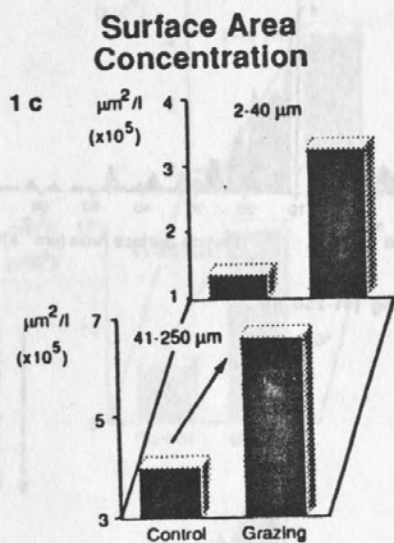
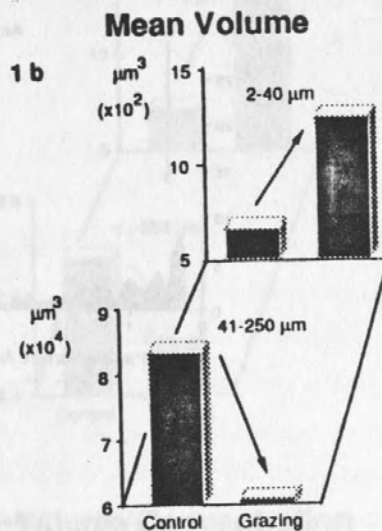
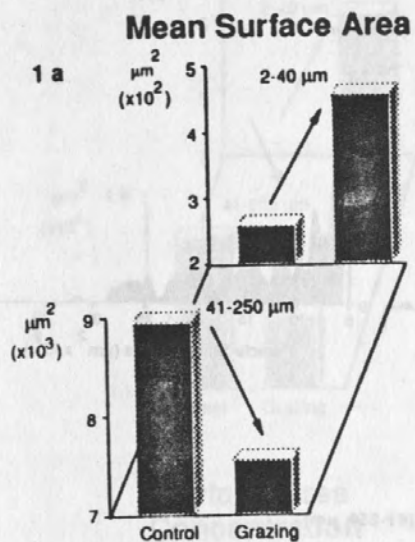
Figure 6. Size-frequency distribution of surface areas of fecal particles from the theoretical control and grazing incubations in Pseudocalanus experiments. In the length-range 2-40 μm (a), n=428 and 919 for the control and grazing incubation, respectively; in the length-range 41-250 μm (b), n=201 and 581 for the respective incubations. Each of the 8 abscissas consists of 50 bins. Values as percent of the number of particles in one bin relative to the total number of particles per size range and incubation type.

Figure 7. A newly produced copepod fecal pellet (a) with a ciliate on the peritrophic membrane. An older "decompacted" fecal pellet (b) appears more diffuse and occupies a larger volume, although it has the same origin as the pellet in 7 a.

Figure 8. Mean sinking velocities of fecal particles in theoretical controls (control) and grazing incubations of the three series of incubations. Data for the latter are shown without (grazing) and with (density correction) corrections for reductions in density of particles. Velocities are calculated from Komar *et al.* 1981.

10-MS
8.5A

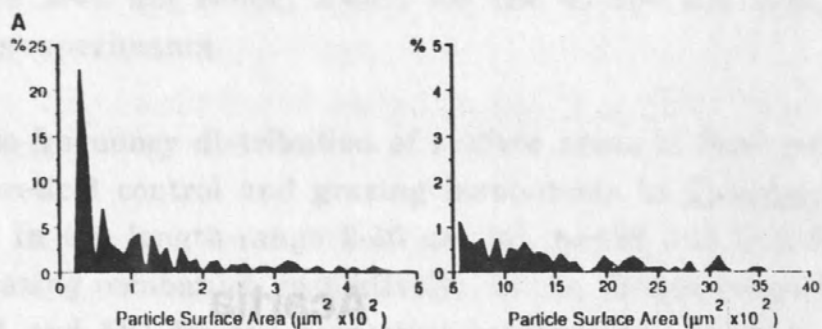
Acartia



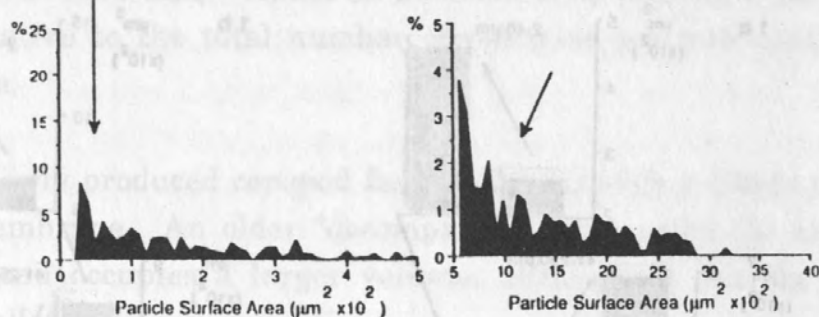
150

2M 21
1.2.2

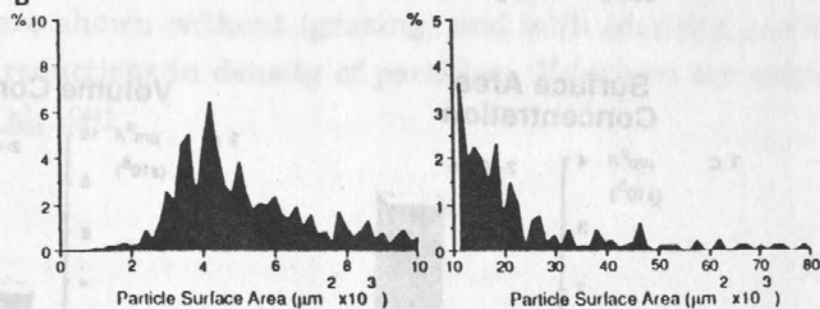
Acartia Control (2-40 μm)



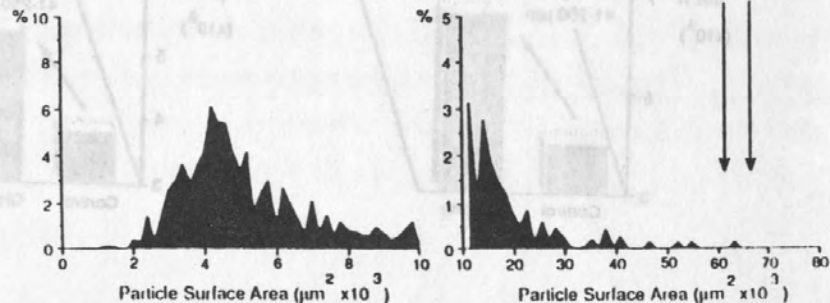
Acartia Grazing (2-40 μm)



Acartia Control (41-250 μm)

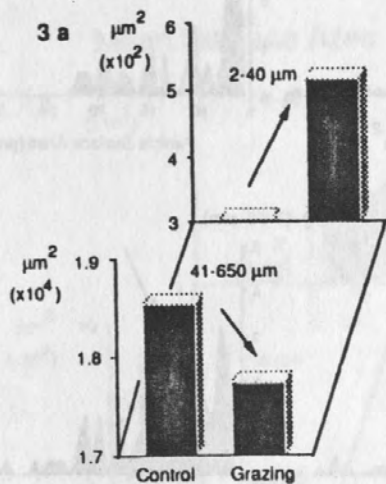


Acartia Grazing (41-250 μm)

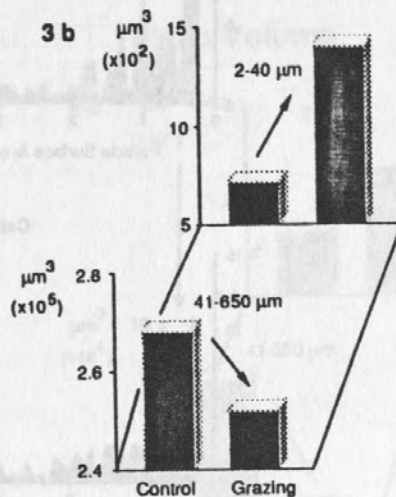


Calanus

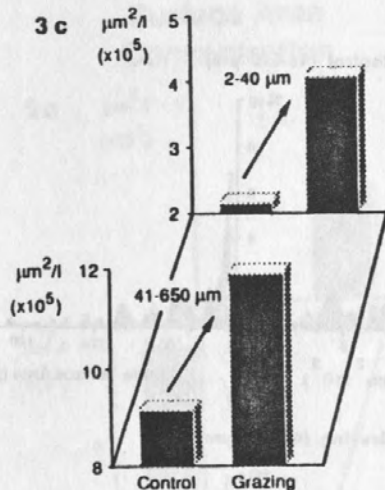
Mean Surface Area



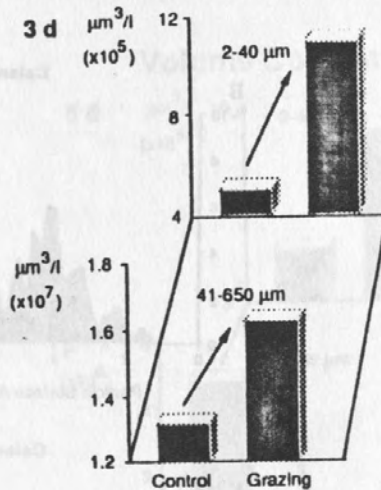
Mean Volume

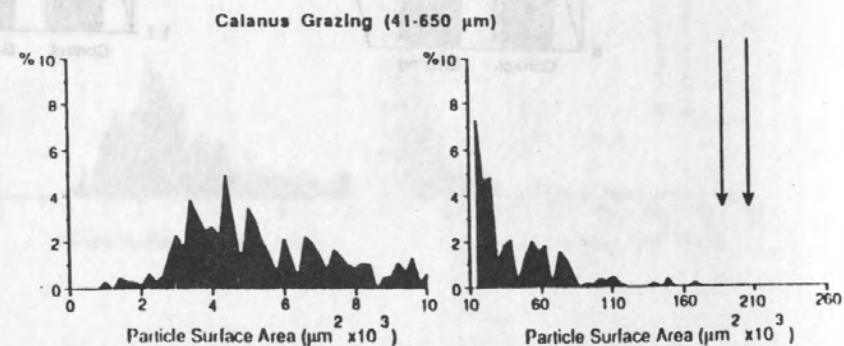
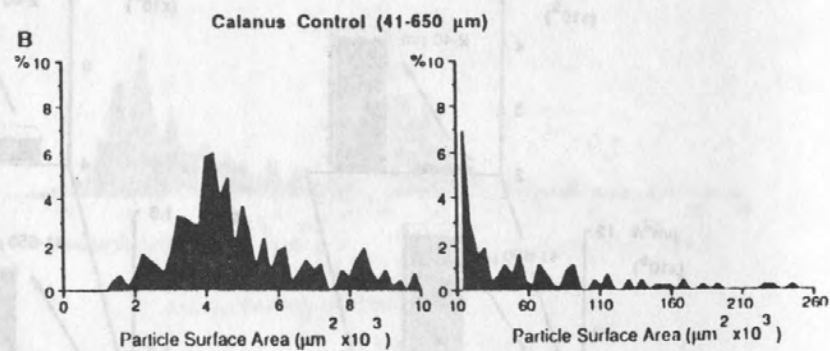
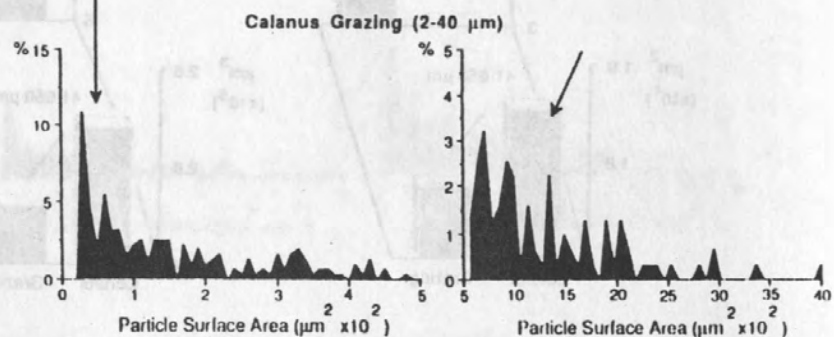
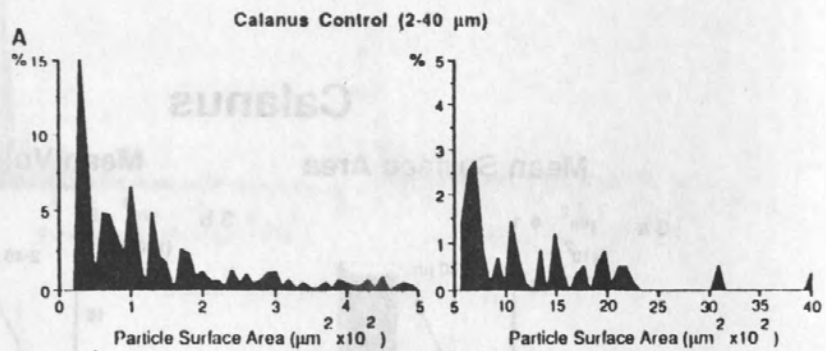


Surface Area Concentration



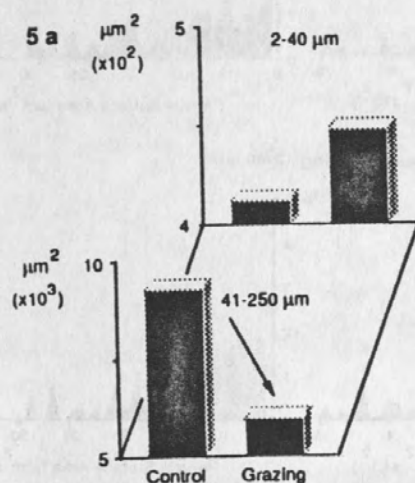
Volume Concentration



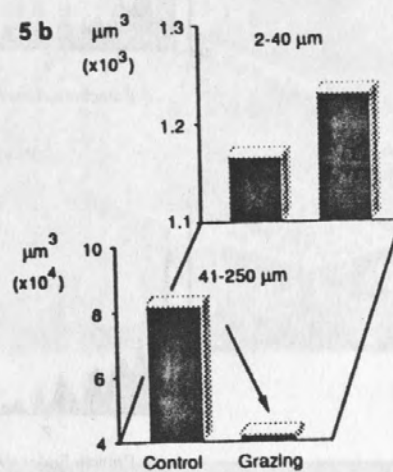


Pseudocalanus

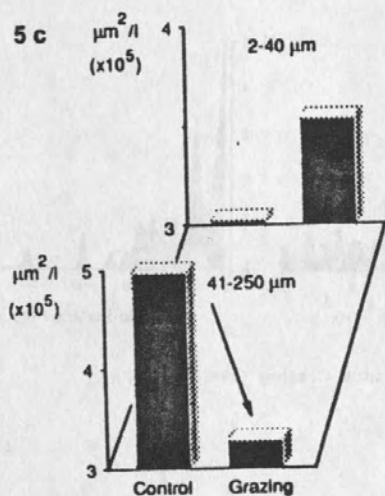
Mean Surface Area



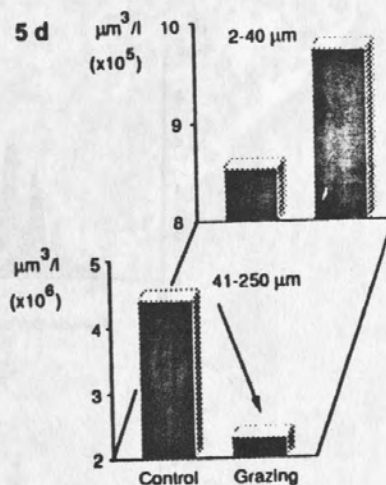
Mean Volume



Surface Area Concentration

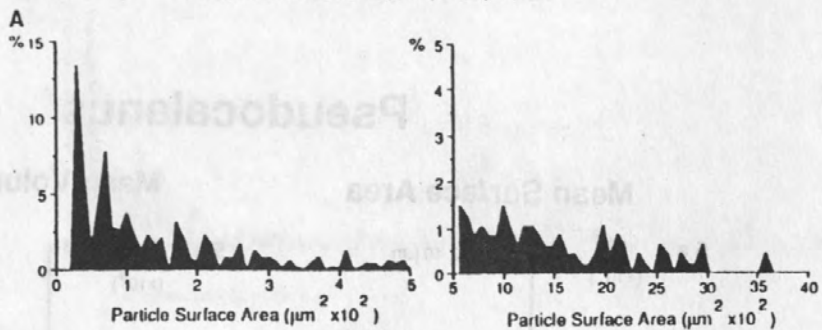


Volume Concentration

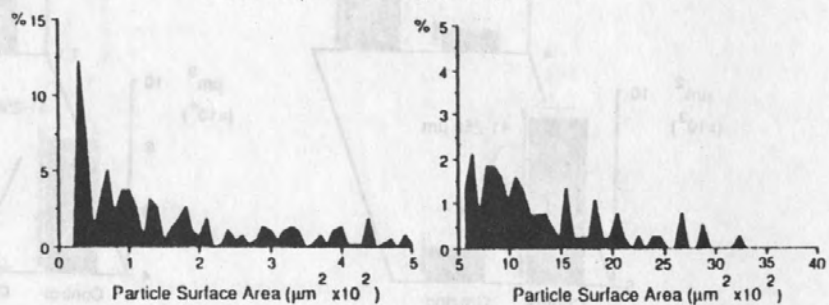


150

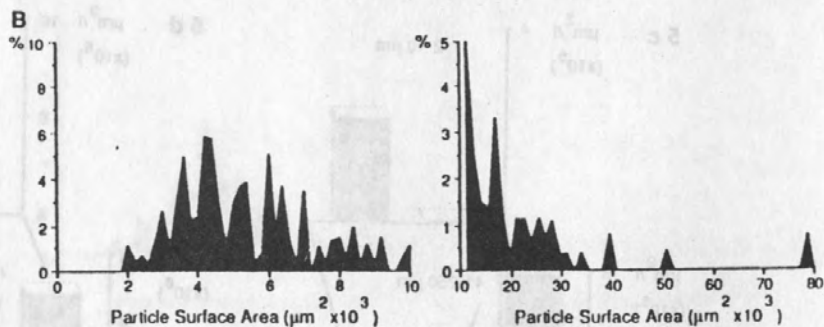
Pseudocalanus Control (2-40 μm)



Pseudocalanus Grazing (2-40 μm)



Pseudocalanus Control (41-250 μm)



Pseudocalanus Grazing (41-250 μm)

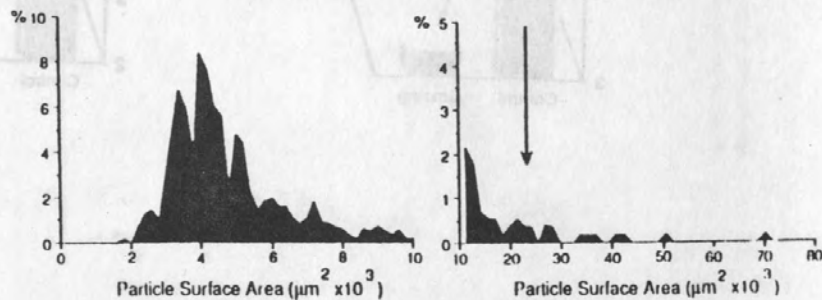
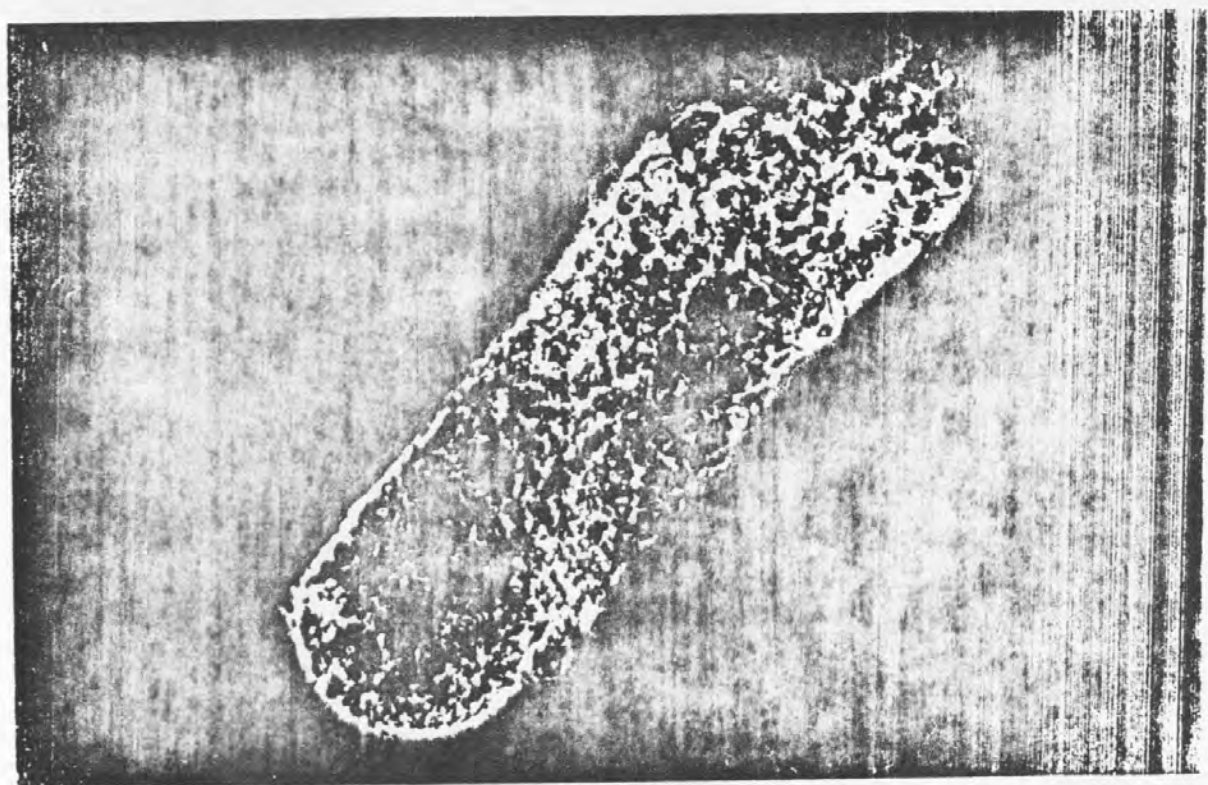
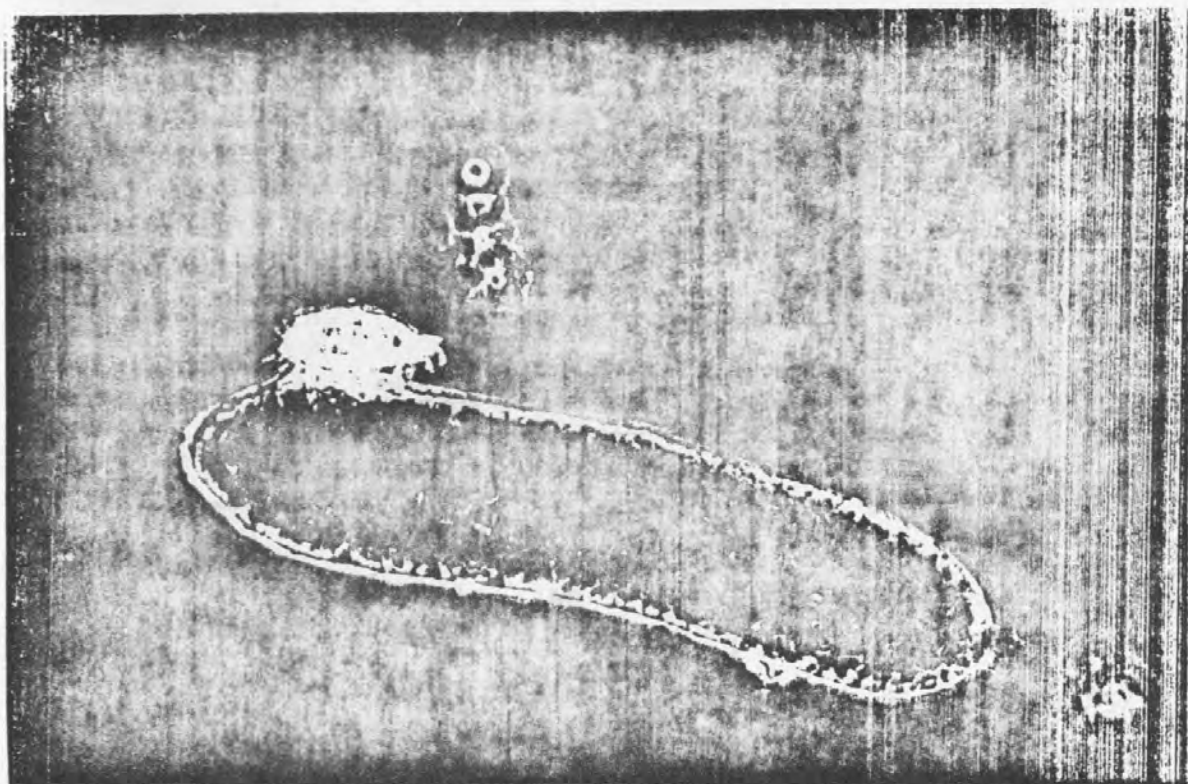
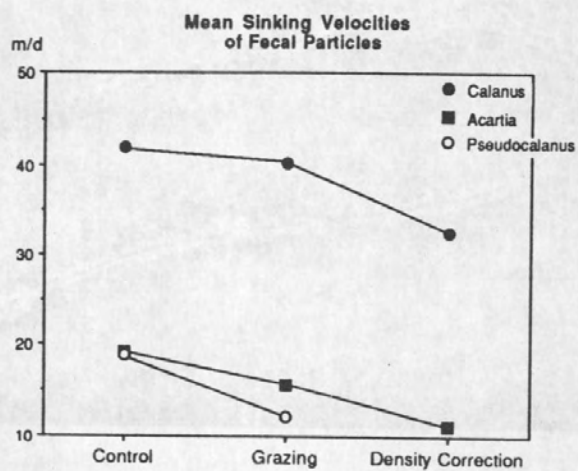


Fig 7





CONTENT OF COPEPOD FAECAL PELLETS IN RELATION TO FOOD SUPPLY
IN KIEL BIGHT AND ITS EFFECT ON SEDIMENTATION RATE

by

Maren Voss

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel,
Düsternbrooker Weg 20, 2300 Kiel, F.R.G.



sub. MARINE ECOL. PROG. SER. Aug 1990

ABSTRACT

The content of suspended and sedimented copepod faecal pellets in relation to phytoplankton composition in the water column was investigated in Kiel Bight in Summer 1986. Parallel to the field investigation feeding experiments were conducted with the copepods Acartia spec. and Centropages hamatus, which were fed with natural phytoplankton populations. Faecal pellets from field samples and from experiments were analyzed by scanning electron microscopy. The results showed a strong relationship between the ambient food composition, quality of ingested phytoplankton and the faecal pellet content. Since the incubated species were the dominant copepod groups in the field, all copepod faecal pellets collected from the water column presumably originated from these species. However the sedimentation rate was different in July and August compared to September. This phenomenon was attributed to the change in phytoplankton composition, which consisted mainly of athecate flagellates in July and August but was dominated in September by Prorocentrum minimum, a thecate dinoflagellate.

INTRODUCTION

Copepod faecal pellets contain dietary remains which can be used to identify the various food items ingested. Food items such as naked flagellates may be traced in the faecal pellets by chemical analysis such as pigment measurements (Bathmann and Liebezeit, 1986). More specific information, even on the species level, can be obtained microscopically from faecal pellets when hard shelled organisms are ingested (Turner 1984b, 1986, Turner and Tester, 1989). Besides providing

information on food items fed upon the content of faecal pellets is crucial to their potential sinking speed. Faecal pellets containing frustules of diatoms have a considerably higher sinking speed than those filled with the remains of naked flagellates (Bienfang 1980; Smayda 1969).

Because of their high potential sinking speed faecal pellets have been discussed as the main transport vehicles for organic matter out of the upper layer of the ocean and to the sea floor (Honjo and Roman, 1978; Angel, 1984). However, Pilskaln and Honjo (1987) found in deep sea sediment trap deployments that faecal pellets contributed only a minor portion to total vertical flux. Additionally seasonal and regional differences in pellet flux have also been reported. During spring high vertical flux rates in Bransfield Strait, Antarctica, were made up almost exclusively by krill faeces (v. Bodungen, 1986). From the Norwegian Sea Bathmann et al. (1987) and Peinert et al. (1987) reported that the zooplankton retarded the downward flux of faecal pellets. Reingestion, or coprophagy has been discussed as a probable fate of faecal pellets (Paffenhoefer and Knowles, 1979) and thus may be an important process preventing high sedimentation rates of faecal pellets. The production of gas inside the peritrophic membrane of the pellets leading to reduced sinking velocities, has been emphasized by Krause (1981) and Smetacek (1980) and could increase the residence time of faecal pellets in the water column. Lampitt et al. (1990) have proposed coprorhexy, the breaking up by copepod feeding on the membrane of the pellets, as a possible method of reducing sedimentation rates. It appears that regional and seasonal differences in the importance of faecal pellets for vertical

transport are either individually or collectively influenced by the content and biological processing of the pellets themselves.

This investigation focuses on the effects that seasonally differing food quality in summer in the Kiel Bight has on the sinking of faecal pellets. Five times, from July through September the faecal pellet content from the water column and an underlying sediment trap was investigated. The feeding behavior of the two dominant copepod groups during this time became evident under different nutritional conditions through feeding experiments. The appearance of all the collected faecal pellets in situ and from the experiments was also examined with the scanning electron microscope (SEM).

MATERIAL AND METHODS

In summer 1986 a station in Kiel Bight was visited five times between 21.7. and 8.9. (Fig.1). Temperature and salinity from surface to bottom (26 m) were registered and water samples above and below the pycnocline were taken with 10-l Niskin bottles for phytoplankton identification. With a rosette sampler with 6 x 30-l water bottles, 90l of water was collected from two depths and the suspended faecal pellets were concentrated by filtering the water through a 20 μ m net. All samples were preserved with buffered formaldehyde to a final concentration of 1% . Zooplankton was caught in vertical tows with a 200 μ m Apstein net (opening diameter 16.6 cm) from the pycnocline to the surface and from the bottom to the surface. Zooplankton samples were preserved with buffered formaldehyde to a final concentration of 4% .

Faecal pellets were counted with an inverted microscope then prepared for SEM by pipetting them onto membrane nucleopore filters and dehydrated with an alcohol-water dilution series. The filters were coated with carbon and additionally with gold-palladium. A Cambridge S 150 electron microscope was used to examine the faecal pellets and to take photographs. Phytoplankton species and faecal pellets were identified and counted with an inverted microscope according to Utermöhl (1931,1958). The phytoplankton carbon was calculated by using shapes and formulas given in Edler (1976) and Strathmann (1976). Identification of Zooplankton was done with the help of a dissecting microscope to the genus level. A "Kiel funnel"-type sediment trap (Zeitzschel et al.,1978) with an opening diameter of 31 cm was moored at 16.5 m water depth, 10m above the sea bottom. Samples from 3 collecting intervals from one to two week periods were analyzed (23.7-8.8., 8.8.-15.8., 1.9.-8.9.). The sedimented material was preserved in situ with chloroform. After removal of the traps the samples were diluted, divided into subsamples and additionally preserved with formaldehyde to a final concentration of about 1% .

Altogether 12 feeding experiments with carefully caught copepods were conducted on the 8th and 11th of August and on the 1st and 8th of September (Table.1). The animals were caught with an Apstein net fitted with a closed cod-end and sorted on board by means of a dissecting microscope immediately after each haul. 10 to 20 animals of the two important copepod groups (Acartia spec. and Centropages hamatus) were put into a faecal pellet collector a plexiglas tube filled with 1-2 l of seawater containing phytoplankton in

natural concentrations (Fig.2). All the experiments were carried out over a period of 24 hours. Phytoplankton concentration and composition was determined in the beginning and at the end of each experiment. To control the number and species of copepods they again were counted at the end of the experiment. The collected faecal pellets were prepared for SEM using the procedure as described above.

RESULTS

July

In July 1986 the water column was stratified with a pycnocline ranging from 6 to 12 meter. The distribution of phytoplankton was different above and below this pycnocline. Phytoplankton biomass in the surface layer was 93 μg carbon (PPC) l^{-1} , dominated by athecate dinoflagellates ($< 50 \mu\text{m}$), and 23 μg PPC below the pycnocline (Fig.3a). Among the diatoms small centric and pennate species were most abundant in the upper water column whereas Skeletonema costatum and small Chaetoceros spec. could be found below the pycnocline, in 20m depth.

The concentration of faecal pellets in the water column was 5800 above and 2400 per m^{-3} below the pycnocline respectively, and 4400 pellets $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ sedimented to 16.5m depth (fig 4).

The content of the faecal pellets from the water column from both sampled depths was very similar. Only remains of diatom valves could be identified, e.g. small Thalassiosira and intact pennate diatoms. All faecal pellets collapsed after dehydration for SEM, which means that the faecal pellets

presumably consisted largely of soft or water-soluble components (photo 1). Only faecal pellets from the sediment traps did not show this effect. They contained mainly diatom debris.

August

In August 1986 the pycnocline extended from 8 to 14 m. There were again great differences between the species composition from the two sampling depths (surface, 15m). On the 8th of August about 50% of the PPC in the surface waters were athecate dinoflagellates, about 13% were diatoms, mostly Skeletonema costatum, and 22% were small organisms e.g. coccolithophorids (Fig. 3b). Below the pycnocline there was only one third (35 μg) of the carbon content of the surface layer. Most of it was attributable to Leptocylinndrus danicus (10 μg PPC) and Prorocentrum minimum (6.5 μg). Three days later on the 11th the phytoplankton composition was similar to the 8th. However POC content increased to 230 $\mu\text{g l}^{-1}$ per liter in 15 m depth because of the great share of Leptocylinndrus danicus (38%) and athecate dinoflagellates (36%), (Fig. 3c).

The faecal pellet concentration was lower in August than in July with 2000 to 3000 pellets per m^3 . The sedimentation rates were slightly higher with values of 7000 per $\text{m}^2 \text{ d}^{-1}$.

The SEM observations proved that the faecal pellets of the water column were not packed with hard parts. The recognizable debris originated from Prorocentrum and some diatom species. Pellets from the greater depth (15m) had nearly kept their cylindrical shape because of the ammount of

fragmented diatom frustules, which presumably originated from Leptocylindrus danicus.

The faecal pellets caught in the sediment trap contained remains of many different thecate species and were not as flat as the suspended ones. Most obvious were remains of Prorocentrum minimum.

September

The pycnocline in September was in 10 and 18 meter, the sediment trap was located within the pycnocline in 16.5 m. The surface water showed different phytoplankton composition to the month before. Total PPC was 171 μg . Diatoms supplied 2.1 and dinoflagellates 77.5% of the total PPC (Fig. 3b). The latter were dominated by P. minimum and P. micans. Those species were also found in the faecal pellets which were densely packed with dinoflagellate debris (photo 2 and 3).

The number of suspended and sedimented faecal pellets also changed drastically. In 5m depth there were 7000, in 15 and 18 m depths 30,000 and 11,000 faecal pellets per m^3 respectively. The sedimentation rate increased to 168,000 faecal pellets per m^2d^{-1} (fig 4).

Experiments

The feeding experiments in August and September showed only small differences in the feeding behavior among the two species Acartia and Centropages. There was nearly no preferential feeding (Fig.5). The small differences I observed were within the upper and lower size spectrum of the offered phytoplankton organisms. The small ($<10\mu\text{m}$) organisms were

quantitatively ingested by Centropages but not by Acartia. The relative composition of phytoplankton smaller than 10 μm ingested by Centropages hamatus was very similar to that of the phytoplankton food supply. In contrast Acartia spec. seemed to prefer larger dinoflagellates. These differences in the feeding behavior of both species will probably become more obvious when the phytoplankton size range changes. Centropages will presumably profit by a food supply consisting mostly of small organisms whereas Acartia is rather able to use bigger dinoflagellates. Both species fed organisms offered at nearly the same rate (Fig.5). Due to the large amount of athecate species copepod pellets collapsed during the dehydration process. Only the hard shelled organisms could later be identified by means of the SEM.

DISCUSSION

The ecological significance of faecal pellets lies in the transport of essential substances to deeper water layers (Honjo and Roman, 1978; Hoffmann et al., 1981; Urrere and Knauer, 1981; Gowing and Silver, 1983). On their way through the water column they are degraded by microbial activity and nutrient release occurs mostly in great depths (Honjo and Roman, 1978; Jacobson and Azam, 1984). For shallow areas like the Kiel Bight, microbial degradation and the subsequent breakdown of faecal pellets in the water column is supposed to be the primary mechanism that prevents the sedimentation of these particles (Smetacek, 1980). This study describes an additional mechanism which influences the sedimentation of

faecal pellets; that the sinking of faecal pellets depends on the diet of the copepods.

The results of the feeding experiments verify that Acartia and Centropages fed nearly the same size spectrum of available food (Fig. 4). They are both well adapted to consume the phytoplankton organisms growing in the water column and hence the faecal pellets of both species look very similar (Turner, 1984a, b, Turner and Tester, 1989). A distinction between pellets from Acartia and Centropages was not possible.

But slight differences between the ingested cells of the two species were found relative to phytoplankton cells $<10\mu\text{m}$ and $>50\mu\text{m}$ respectively by means of cell counts for the experiments. Small differences in the development of the feeding appendages and filtration mode cause the ingestion of a slightly varying size spectra of the food. The 1st maxillae and the maxilliped have shorter setae among Acartia species than among Centropages (Schnack, 1982, Donaghay and Small, 1979), and the filtration mode is more continuously among Centropages. Due to this difference Acartia is able to selectively retain larger particles in a raptorial mode whereas Centropages can effectively ingest smaller cells. These species specific abilities may become important when there are only a few food particles or when a small size spectrum of organisms is available.

However, it is important to note that both species are classified as omnivor copepods (Schnack, 1982, Anraku and Omori, 1963) and were able to ingest the phytoplankton population growing during the investigation time.

A comparison of the number of suspended, sedimented and theoretically (from literature data) produced pellets

elucidates the "sinking behavior" of the faecal pellets. There were 2000-6000 faecal pellets per m^3 suspended in the water column above the sediment trap and about 5000-6700 calanoid copepods per m^3 in July and August. Assuming a production rate of 20 faecal pellets per copepod per day (Gamble, 1978) the copepods down to 16.5m must have roughly produced 100,000 faecal pellets in July, 134,000 in August and 230,000 in September per day. Of this assumed production of pellets every 23rd and 17th was caught in the sediment trap in July and August respectively. In contrast to this nearly every produced pellet was found in the trap in September. So the question arises as to what happened to the bulk of the pellets in the months before?

Before answering this question I first wish to discuss the September situation with the high sedimentation pulse. The change in the phytoplankton composition which obviously took place must be the main reason for that phenomenon because other reasons like a change in the water column stratification or the zooplankton composition can be excluded. The faecal pellets from the water column, the sediment trap and the experiments were similar, and densely packed with remains of dinoflagellate thecae, the main food organism at that time. These pellets seemed to be more stable and had a higher specific weight than the pellets from the month before. That explains the high increase in the sedimentation rate from several thousands to nearly 170,000 per day.

In July and August the food consisted of mostly athecate dinoflagellates and hence the produced pellets contained almost not identifiable rests of organisms. This phenomenon has also been described by Bathmann et.al. (1987) for the

Norwegian Sea. In both regions a low sedimentation rate of faecal pellets was recorded. Smetacek (1980) found low faecal pellet quantities in Kiel Bight combined with relatively high copepod numbers which lead him to the conclusion that the residence time of faecal pellets in the water column must be much higher than supposed from sinking experiments in the laboratory. Taking these investigations into consideration I suppose that soft shelled phytoplankton organisms cause fragile and specific light faecal pellets which can more easily be destroyed by turbulence and feeding activity than densely packed pellets, especially due to their longer residence time in the water column. Smetacek (1980) and Bathmann et.al.(1987) supposed that copepods diminish the sedimentation of their faecal pellets e.g. through destruction. The likelihood of such a process has recently been confirmed by a paper of Lampitt et al. (1990) where a copepod behavior called "coprorhexy" is described. It is the breaking up and ingestion of parts of the faecal pellets. Through longer residence times of faecal pellets in the water column due to ingested food composition, the possibility of reingestion and destruction is accentuated.

Another interesting aspect are the pellets collected in the sediment trap. They were always more densely packed than the suspended ones. Those which did sediment during the first two collecting intervals were heavier due to the larger content of diatom remains which were filtrated in a larger amount than one would expect for the ambient phytoplankton composition. The high amount of remains of hard-shelled organisms, which were found in the sedimented pellets caused their rapid sinking. In September the ammount of pellets with

a high specific weight was much larger than in July and August where the presence of relatively few hard armoured organisms and many naked flagellates decreases the sinking velocity of most of the faecal pellets.

The differences in the food composition and hence in the sinking velocity of faecal pellets lead to differences in their residence time in the water column. This causes varying degrees of destruction through reingestion, turbulence and degradation by microbial activity. Fragmentation of pellets leads to an increase of the faecal pellets surface which then favours a rapid microbial degradation. Since much of the suspended detritus looked similar to intact faecal pellets under the SEM it may have originated from pellets destroyed in the water column. The possible consequences of this idea are reflected in different amounts of recycled nutrients above the pycnocline, depending on the species composition of food the copepods get, and the subsequent changes in sinking velocity of the faecal pellets. If I assume a system growing mostly with regenerated nutrients in summer then the pellets help sustaining it as long as the diet consists of athekate forms. But a shift in the species composition of the phytoplankton to thecate forms leads to rapid sinking of faecal matter. Essential substances are then exported out of the productive zone of the water column. The Prorocentrum bloom in the beginning of September with its consequences for the sedimentation was probably a main reason for the end of the summer regenerated system.

Acknowledgements

I would like to thank my colleagues and friends from the "SFB-Flur" for many helpful discussions, especially Tom Noji, Uli Bathman and Bodo v. Bodungen. This investigation was financially supported by the SFB 313.

Literature cited

- Angel, M.V. (1984). Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: Fasham, M.J.R. (ed.) Flows of energy and materials in aquatic ecosystems, NATO Conf. Ser. Vol.13, Plenum Press, N.Y., London, pp. 475-516
- Anraku, M., Omori, M. (1963). Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine copepods. *Limnol.Oceanogr.* 8:116-126
- Bathmann, U.V., Liebezeit, G. (1986). Chlorophyll in Copepod faecal pellets: changes in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. *Mar. Ecol.* 7: 59-73
- Bathmann, U.V., Noji, T.T., Voss, M., Peinert, R. (1987) Copepod faecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 38:45-51
- Bienfang, P. K. (1980). Herbivore diet affect faecal pellet settling. *Can.J.Fish.Aquat.S.* 37:1352-1357
- Bodungen, B.v. (1986). Phytoplankton growth and krill grazing during spring in the Bransfield Strait, Antarctica - Implications from sediment trap collections. *Polar Bio.* 6: 153-160
- Donaghay, P. L., Small L. F. (1979) Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. *Mar.Biol.* 52:137-146
- Edler, L. (1979). Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *The Baltic Marine Biologist. Public.* 5:38pp.
- Gamble, J. C. (1978). Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. *Mar.Biol* 49: 303-315
- Gowing, M. M., Silver, M. W. (1983). Origins and microenvironments of bacteria mediating faecal pellet decomposition in the sea. *Mar Biol.* 73:7-16
- Honjo, S., Roman, M.R. (1978). Marine Copepod faecal pellets: production preservation and sedimentation. *J. Mar. Res.* 36: 45-57
- Hoffmann, E.E., Klinck, J.M., Pfaffenhöfer, G.-A. (1981). Concentrations and vertical fluxes of zooplankton faecal pellets on a continental shelf. *Mar.Biol.* 61: 327-335
- Jacobsen, T.R., Azam, F. (1984). Role of bacteria in copepod faecal pellet decomposition: Colonization, growth rates and mineralization. *Bull.Mar.Sci.* 35: 495-502
- Krause, M. (1981). Vertical distribution of faecal pellets during FLEX 1976. *Helgoländer Meeresunters.* 34: 313-327
- Lampitt, R.S., Noji, T., Bodungen, B.v. (1990). What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Mar.Biol* 104: 15-23
- Paffenhoefer, G.-A., Knowles, S.C. (1979). Ecological implications of faecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.* 37: 35-49
- Peinert, R., Bathmann, U., Bodungen, B.v., Noji, T. (1987). the impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian current. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamb.* 62: 149-164

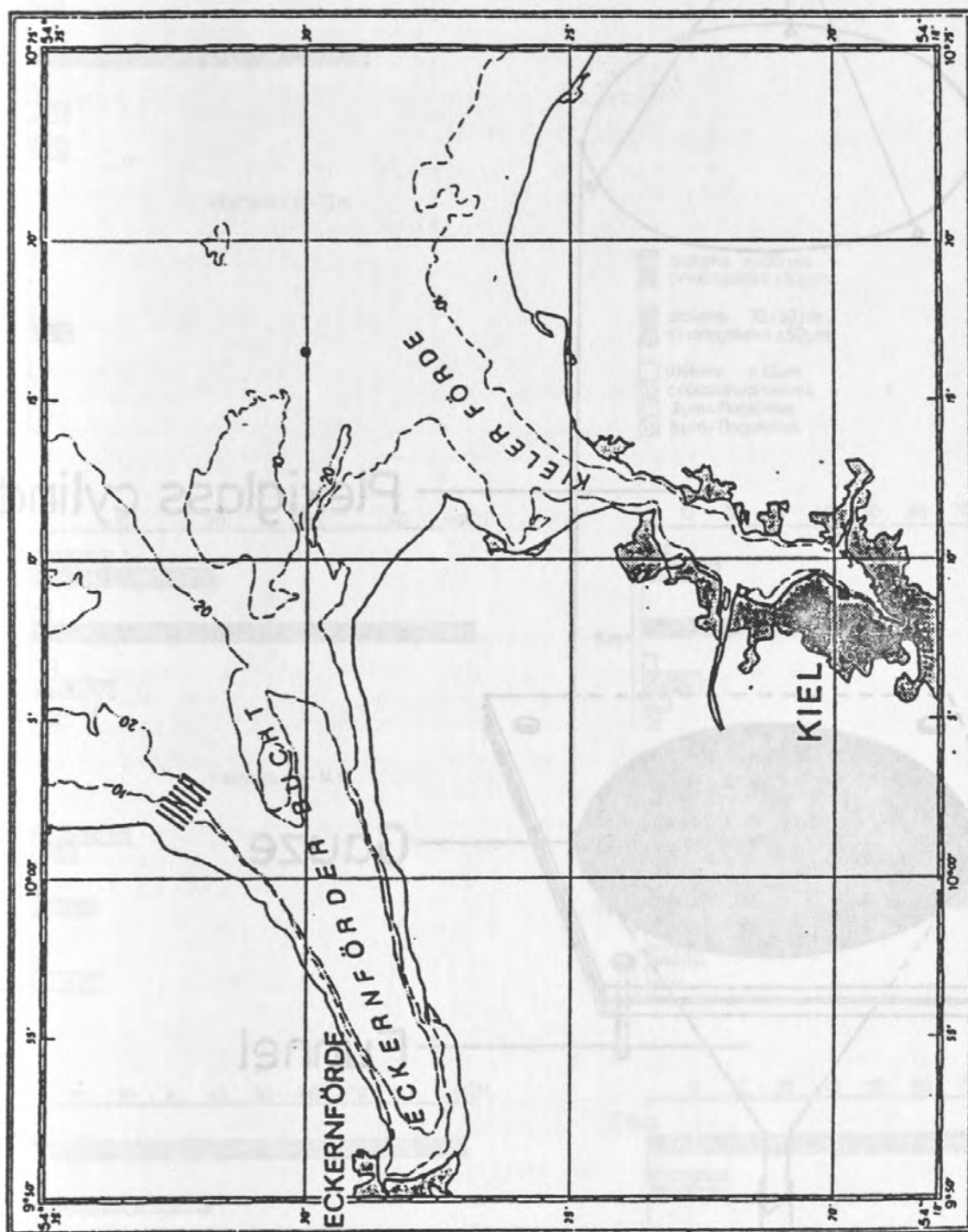
- Pilskaln, C.H., Honjo, S. (1987). The faecal pellet fraction of biogeochemical particle fluxes to the deep sea. *Biogeochemical Cycles* 1: 31-48
- Schnack, S.B. (1982). The structure of the mouth parts of copepods in Kiel Bay. *Meeresforsch.* 29:89-101
- Smayda, T.J. (1969) Some measurements of the sinking rate of faecal pellets. *Limnol.Oceanogr.* 14: 621-625
- Smetacek, V.S. (1985). The annual cycle of Kiel Bight plankton: A long term analysis. *Estuaries* 8: 145-157
- Smetacek, V.S. (1980). Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar.Coast.Mar.Sci.* 11:477-490
- Strathmann, R.R. (1967). Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol.Oceanogr.* 12: 411-418.
- Turner, J.T. (1984a). Zooplankton feeding ecology: Content of faecal pellets of the copepod *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 15:27-46
- Turner, J.T. (1984b). Zooplankton feeding ecology: Content of faecal pellets of the copepods *Temora turbinata* and *T.stylifera* from continental shelf and slope waters near the mouth of the Mississippi River. *Mar.Biol.* 82:73-83
- Turner, J.T. (1986). Zooplankton feeding ecology: Content of faecal pellets of the copepod *Undinula vulgaris* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Mar.Ecol.* 7:1-14
- Turner, J.T., Tester, P.A. (1989). Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* (Dana), *Centropages velificatus* (deOliveira), and *Eucalanus pileatus* (Giesbrecht) in the plume of the Mississippi river. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 126:21-34
- Urrere, M.A., Knauer, G.A. (1981). Zooplankton faecal pellet fluxes and vertical transport of particulate organic matter in the pelagic environment. *J.Plankt.Res.* 3:369-387
- Utermöhl, H. (1931). Über das umgekehrte Mikroskop. *Intern.Ver.Thero.Angew.Limnol* 5:567-596.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt.Inter.Ver.Limnol.* 9:1-38.
- Zeitzschel, B., Diekmann, P., Uhlmann, L. (1978). A new sediment trap. *Mar.Biol.* 45: 285-288

Table 1: List of experiments

Date	Incubated species	origin of the phytoplankton
8.8.	Centropages hamatus	surface water, 15m depth
8.8.	Acartia spec.	surface water, 15m depth
11.8.	Centropages hamatus	surface water, 15m depth
11.8.	Acartia spec.	surface water, 15m depth
1.9.	Centropages hamatus	surface water
1.9.	Acartia spec.	surface water
8.9.	Centropages hamatus	surface water
8.9.	Acartia spec.	surface water

Figure Legends:

- Fig.1: Investigation area in the Kiel Bight (Baltic)
- Fig.2: Faecal pellet collector. Volume of the collector used was 2 l. A removable PVC plate with gauze permits rapid changes of mesh size.
- Fig 3: Phytoplankton composition in the Water column of 8 size classes on the investigation days in a: July 21st, b: August 8th and 11th, and c: September 1st and 8th 1986. The black bars show the share of athecate dinoflagellates in the size class $<50\mu\text{m}$.
- Fig 4: a: Concentration of sedimented faecal pellets during three collecting intervals and b: the quantity of suspended faecal pellets in the water column. The thermocline was located between the two sampled depth in July and August and between 10 and 18m depth in September.
- Fig 5: Results of the feeding experiments: The composition of the phytoplankton offered to the copepods (divided into the same size classes than in fig.3) and the amount ingested by the two incubated copepod species. The phytoplankton groups are hatched in the same way than in fig.3. a=food, b=amount fed by *Acartia*, c= amount fed by *Centropages*.
- Fig.6: The top photo shows a faecal pellet from the water column (5m depth) in July. It is collapsed and contains only few small diatom remains.
In the middle a faecal pellet from a sediment trap in September is shown. In contrast to the upper one it is densely packed with remains of diatoms and Prorocentrum minimum.
A magnification of the pellet shows P. minimum shells with its typical surface.

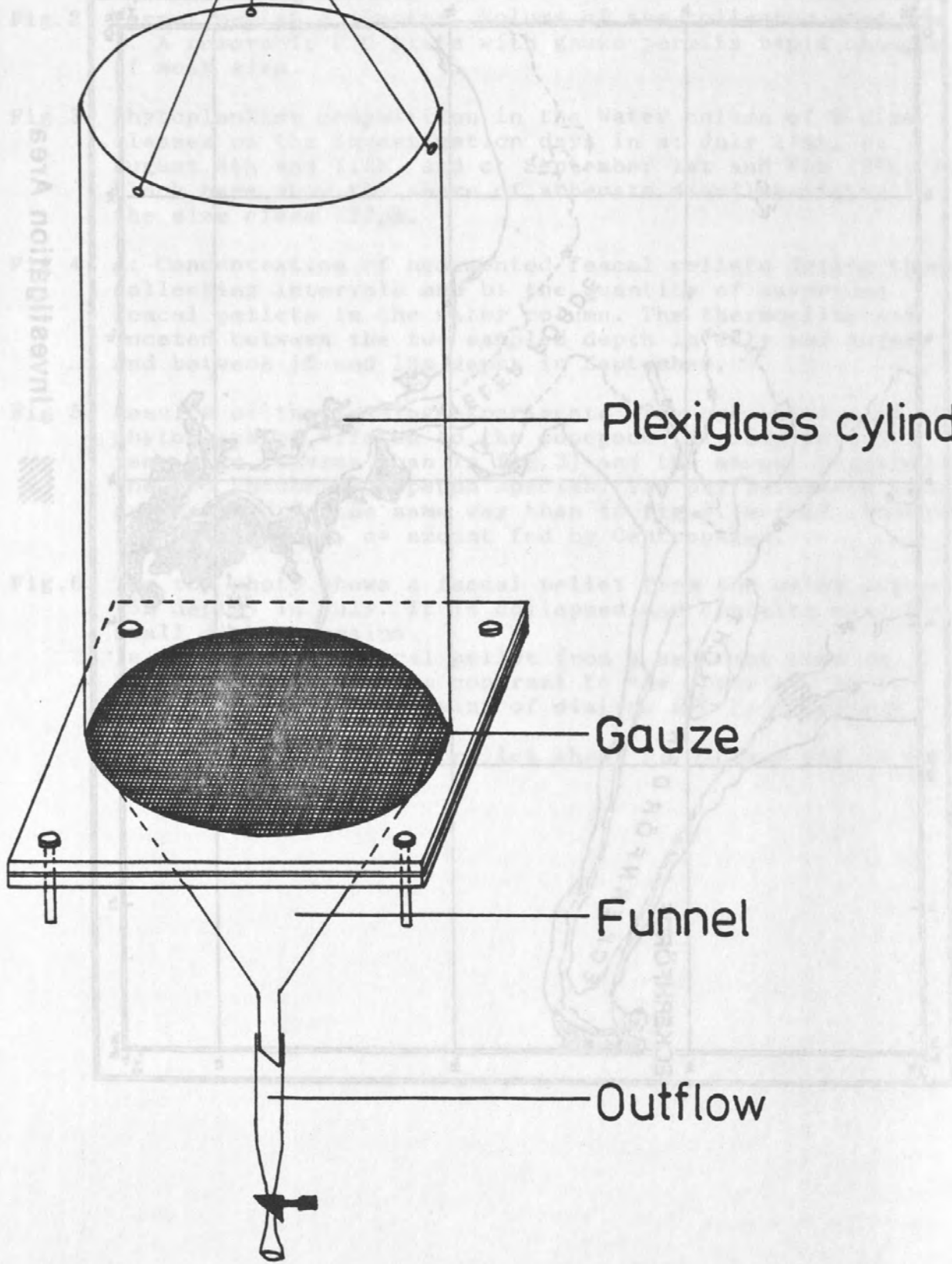


Investigation Area



Figure Legend:

Fig. 1: Apparatus for measuring the rate of flow of water in the water column of a stream.

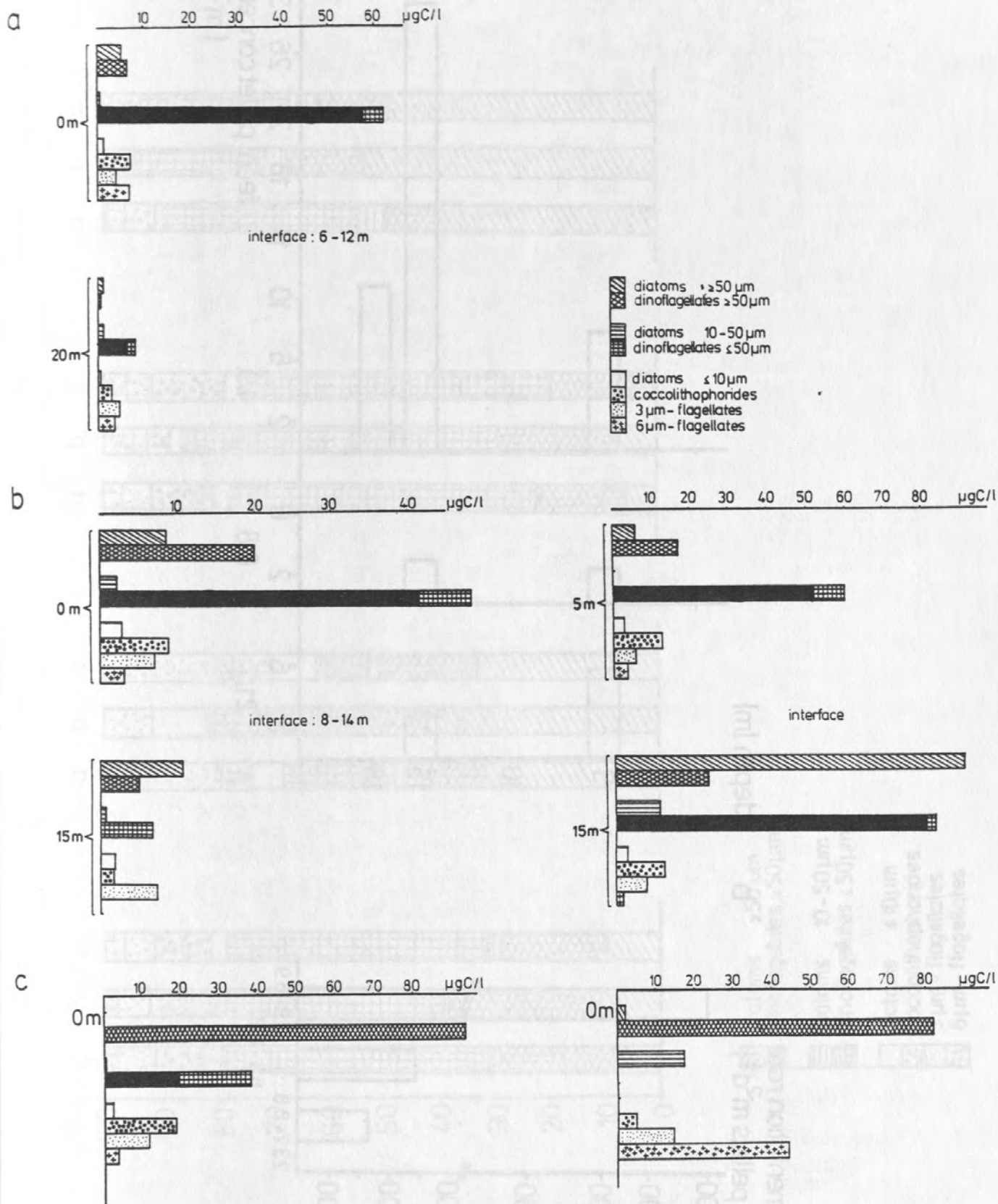


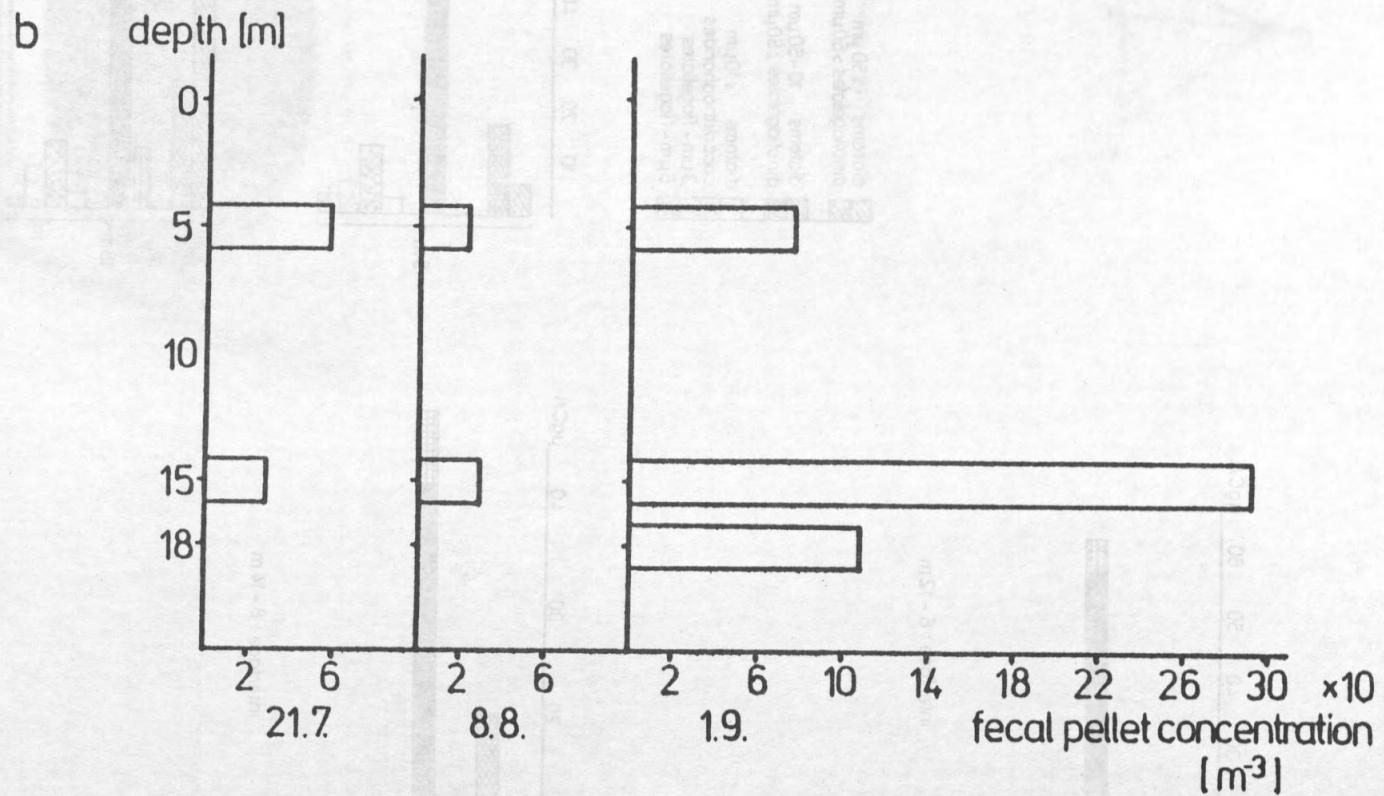
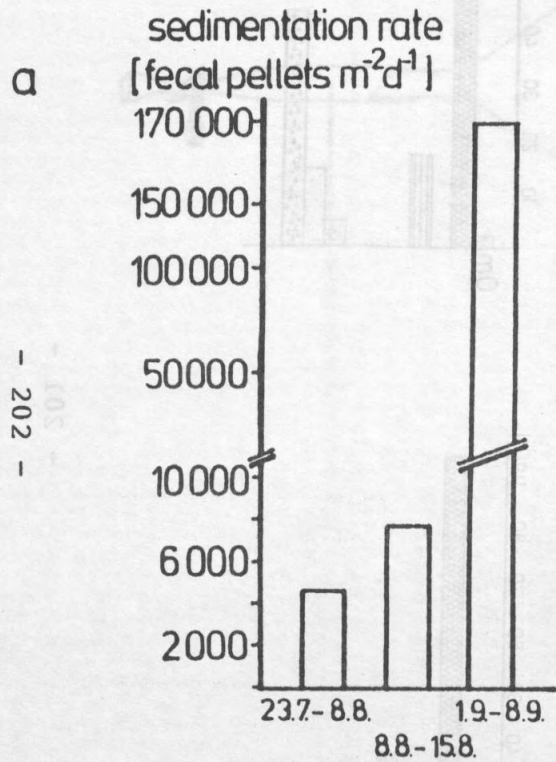
Plexiglass cylinder

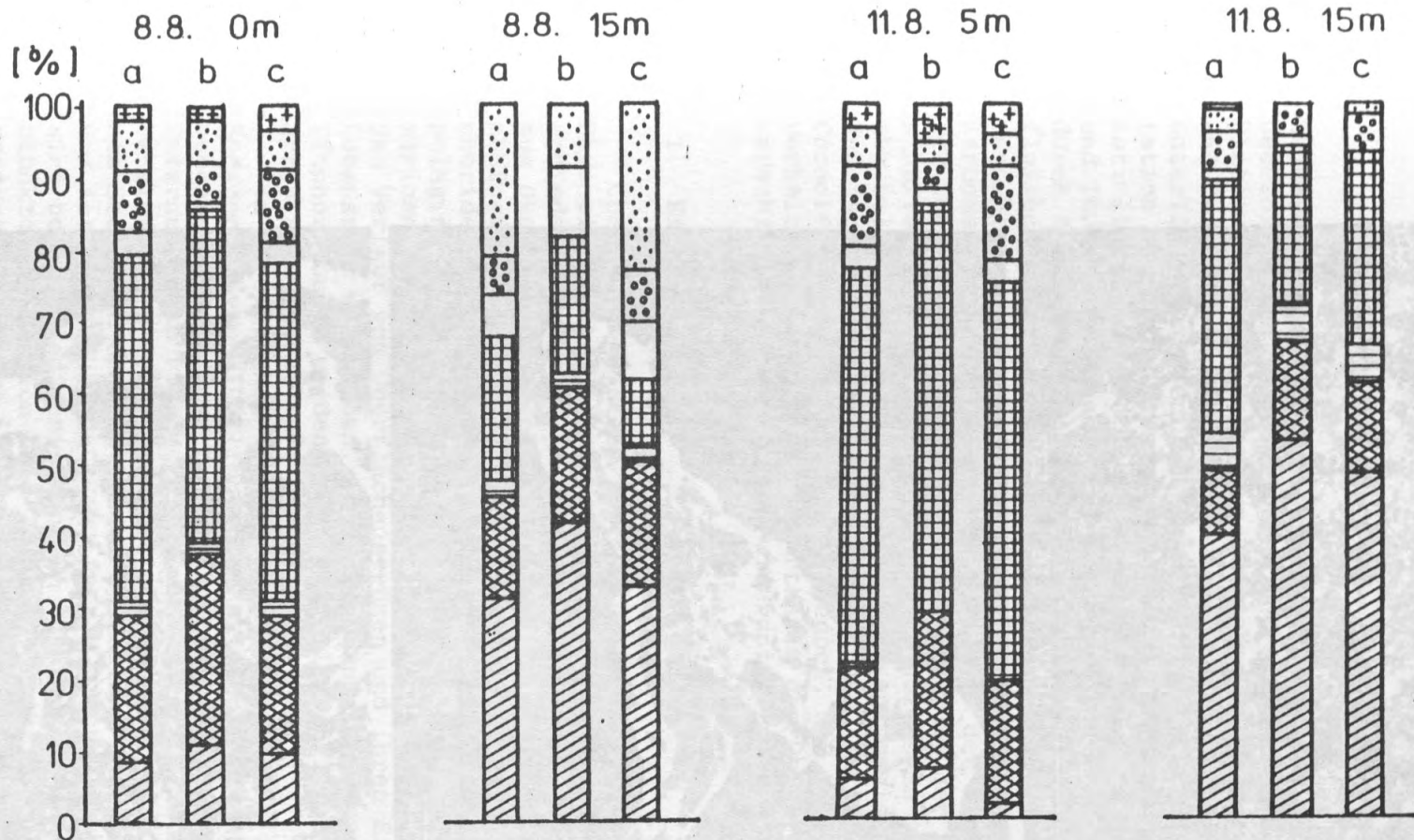
Gauze

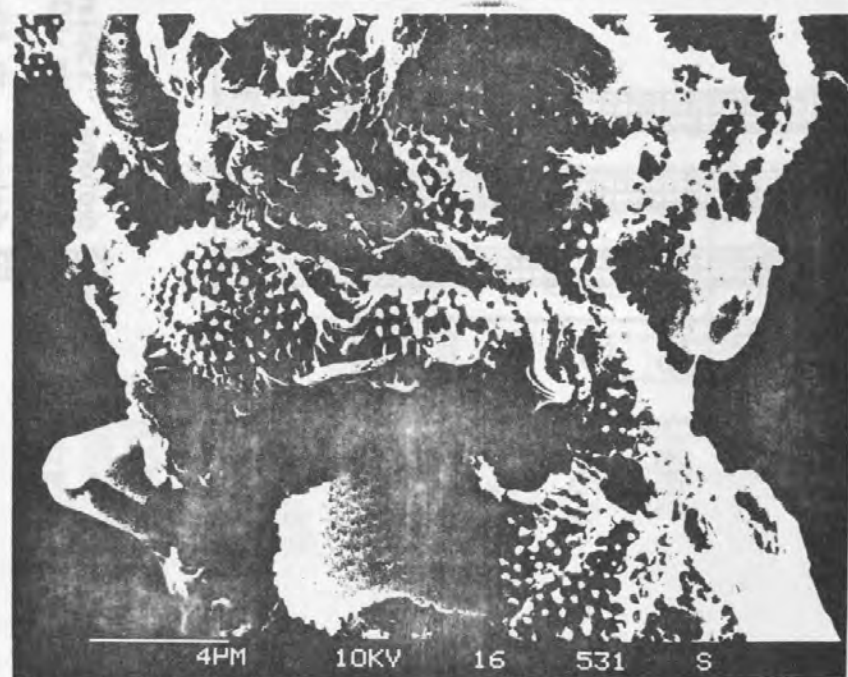
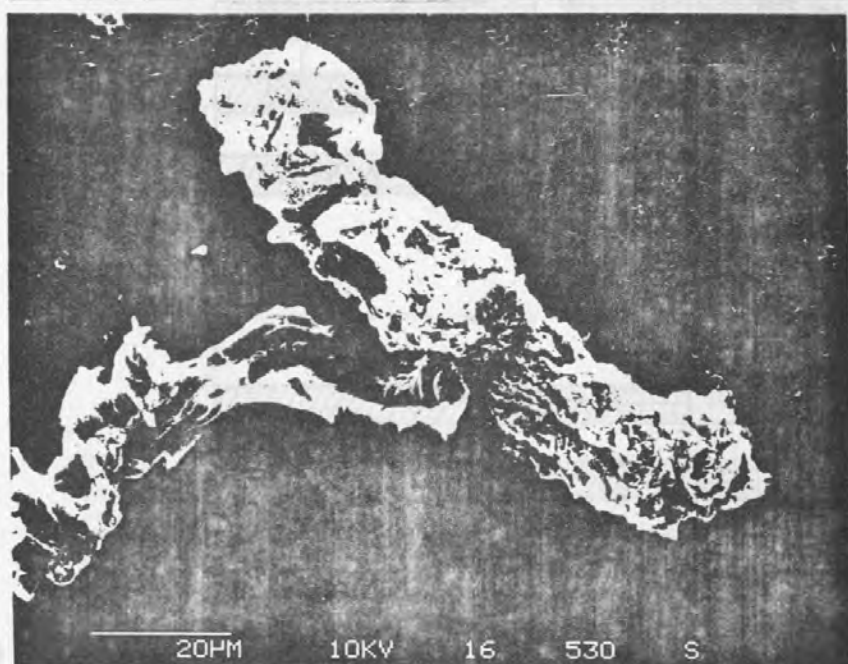
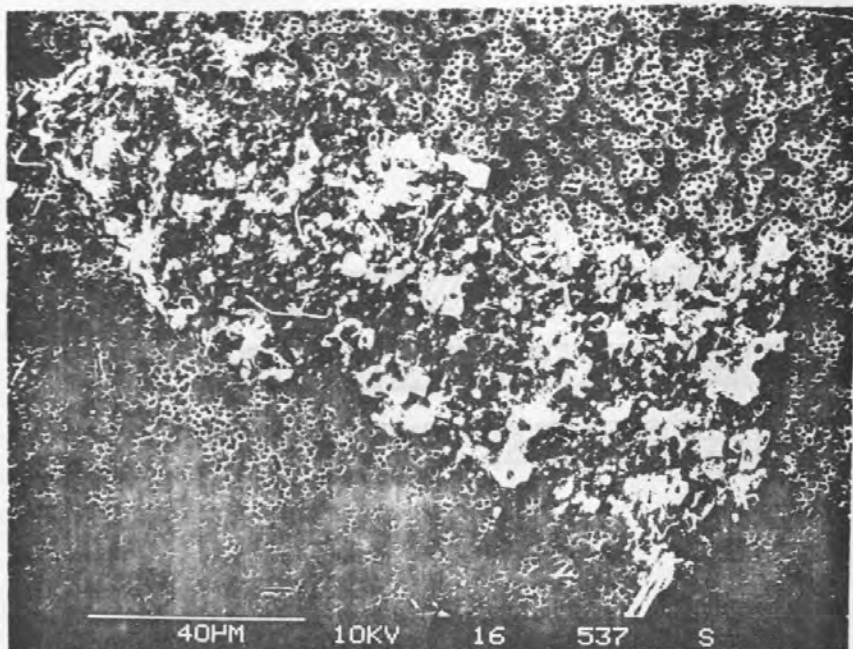
Funnel

Outflow









COCCOLITHOPHORIDEN-GEMEINSCHAFTEN UND COCCOLITHEN-SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER. - ZUR ABBILDUNG VON PLANKTONZÖNOSEN IM SEDIMENT.

C.Samtleben & A.Schröder

Zusammenfassung: Die Untersuchung der Coccolithophoriden-Gemeinschaften im Epipelagial auf einem Transekt vom Vöring Plateau über Jan Mayen zum Scoresbysund-Gebiet vor Ost-Grönland und der Vergleich mit den Coccolithen-Ansammlungen in den darunterliegenden Oberflächensedimenten ergibt, daß die Sedimentation des Coccolithenmaterials von folgenden Faktoren abhängig ist: (1) Zusammensetzung der Coccolithophoriden-Gemeinschaften und ihre Blütenphasen, (2) Beweidung und selektive Zerstörung durch Zooplankton-Organismen, (3) Art und Menge des Vertikalflusses in Kotballen, (4) unterschiedliche Kalklösung in den verschiedenen Wassermassen. Mit der Annäherung an die Grenzen der Karbonatsedimentation wird der Einfluß der Lösung immer bedeutender und die ursprüngliche Zusammensetzung der lebenden Gemeinschaften in den stark verarmten Taphozönoson immer undeutlicher abgebildet. Die unterschiedliche Lösungsresistenz der beiden Hauptarten des kalkigen Nannoplanktons, *Emiliania huxleyi* und *Coccolithus pelagicus*, bewirkt jedoch, daß Vorkommen und Mengenverhältnisse dieser beiden Arten in den Oberflächensedimenten die verschiedenen Wassermassen widerspiegeln.

1. Einleitung

Coccolithophoriden stellen einen wesentlichen Bestandteil des Phytoplanktons der epipelagischen Zone der Meere dar. Unterschiede in Vorkommen und Artenhäufigkeit sind offensichtlich von den ökologischen Verhältnissen der oberflächennahen Wassermassen abhängig. Coccolithen, die Skelettelemente von Coccolithophoriden, bilden einen Hauptbestandteil der kalkigen Feinfraktion pelagischer Sedimente. Für das Vorkommen von Coccolithen-Arten in marinen Ablagerungen wird ebenfalls ein enger Zusammenhang mit dem Verlauf von Oberflächenströmen und ihren Eigenschaften als Lebensraum angenommen. Coccolithenansammlungen in Sedimenten (Taphozönoson) werden daher für palökologische und paläoozeanographische Rekonstruktionen benutzt.

Im Europäischen Nordmeer sind Coccolithen in spätquartären Sedimenten von EIDE (1987), GARD (1988) und BAUMANN (1990) paläoozeanographisch bzw. ökostratigraphisch ausgewertet worden. Untersuchungen von Coccolithenmaterial aus Sedimentfallen und der Vergleich mit lebenden Coccolithophoriden-Gemeinschaften in diesem Seegebiet ergaben jedoch erhebliche Unterschiede in Vorkommen und Artenhäufigkeiten (SAMTLEBEN & BICKERT, 1990). Offensichtlich sind bei der Sedimentation von Coccolithen neben der Phytoplankton-Produktion auch Zooplankton-Aktivitäten und Umlagerungsprozesse beteiligt, die durch selektive Zerstörung eines Teiles der Formen eine Veränderung der Artenzusammensetzungen bewirken.- Daher ist eine genauere Untersuchung der Coccolithophoriden in der Wassersäule nötig, um die Struktur von lebenden Gemeinschaften und ihre Veränderungen auf dem Weg zur sedimentären

Einbettung zu erfassen.

Mit der vorliegenden Bearbeitung beabsichtigen wir, den Informationsgehalt zu prüfen, der in Coccolithen-Ansammlungen rezenter Sedimente des Europäischen Nordmeeres enthalten ist. Hierbei stellen sich folgende Fragen:

1. Welche Beziehungen bestehen zwischen Coccolithophoriden-Gemeinschaften und Oberflächenströmen?
2. Welche Beziehungen bestehen zwischen lebenden Coccolithophoriden-Gemeinschaften und Coccolithen im Sinkbereich der Wassersäule?
3. Welche Beziehungen bestehen zwischen lebenden Gemeinschaften und Coccolithen-Taphozöosen in Oberflächen-Sedimenten?
4. Welche Beziehungen bestehen zwischen Coccolithen-Taphozöosen in Oberflächen-Sedimenten und den Wassermassen im Europäischen Nordmeer? Werden die Wassermassen bzw. die Oberflächenströme durch die Coccolithen-Ansammlungen im Sediment hinreichend abgebildet?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurde im Spätsommer 1988 auf einem Transekt vom Vöring Plateau über Jan Mayen zum Scoresby-sund (Grönland) eine Serie von Planktonproben genommen, um die Wassermassen des Norwegenstromes, der Islandsee und des Ostgrönlandstromes in ihrer Nannoplanktonflora und die darunterliegenden Sedimente miteinander vergleichen zu können.

2. Grundlagen und Vorarbeiten

2.1 Ozeanographische Verhältnisse

Auf der Ostseite des Europäischen Nordmeeres fließt der Norwegenstrom, ein Ausläufer des Nord-Atlantikstromes, nach Norden und transportiert warmes atlantisches Wasser mit Salzgehalten von mehr als 35‰ in die Arktis. Auf seinem mäandrierenden Verlauf trennen sich Wirbel mit Durchmessern bis 100 km ab, die atlantisches Wasser nach Westen bringen.

Auf der Westseite, auf dem Grönlandschelf, fließt der Ost-Grönlandstrom nach Süden und Südwesten und transportiert kaltes ($< 0^{\circ}\text{C}$) und salzarmes ($< 34,4\text{‰}$) polares Wasser aus dem Polarbecken durch die Framstraße in das Europäische Nordmeer. Hiervon spalten nördlich von Jan Mayen der Jan Mayenstrom, nördlich von Island der Ost-Islandstrom ab und führen polares Wasser nach Südosten in die Grönlandsee bzw. Islandsee.

Im Bereich zwischen Norwegenstrom und Ost-Grönlandstrom bildet sich im Sommer arktisches Oberflächenwasser aus dem Zusammenfluß von atlantischem und polarem Wasser. Diese Wassermasse ist jedoch kein Produkt einer gleichmäßigen Vermischung, sondern Ergebnis verschiedener Prozesse. Dementsprechend findet sich auf den Stationen im Bereich des Arktischen Oberflächenwassers Mischwasser mit unterschiedlichen Strömungsrichtungen, Temperaturen und Salzgehalten.

Diese drei Wassermassen werden durch ozeanographischen Fronten getrennt, die von Konvergenzen zwischen kaltem, weniger salinem Wasser einerseits und wärmerem, salzreichem Wasser andererseits gebildet werden:

Zwischen atlantischem und arktischem Oberflächenwasser liegt die Arktis-Front (SWIFT 1986), deren Lage relativ konstant ist und einen engen Zusammenhang mit dem Mohns-Rücken zeigt. Im Sommer ist hier der Temperaturgradient im Oberflächenbereich (oberhalb 100 m) nicht sehr steil.

Zwischen dem polaren Wasser des Ost-Grönlandstromes und dem arktischen Oberflächenwasser liegt am Schelfrand die Polar-Front (SWIFT 1986), die im Sommer durch einen steilen Temperaturgradienten ($0-3^{\circ}$) gekennzeichnet ist.

2.2 Coccolithophoriden-Gemeinschaften

Auch im Europäischen Nordmeer bilden die Coccolithophoriden eine der hauptsächlichen Phytoplanktongruppen, die mit z.T. hohen Zelldichten im epipelagischen Bereich auftritt. In früheren Arbeiten (HALLDAL & MARKALI 1955, BRAARUD et al. 1958, SMAYDA 1958, RAMSFJELL 1960, SAKSHAUG et al. 1981, SAMTLEBEN & BICKERT 1990) sind etwas über 20 Arten angegeben worden. Sie stimmen mit den bei dieser Untersuchung beobachteten Formen weitgehend überein. Der weitaus größte Teil dieser Arten hat seine Hauptverbreitung südlich des Island-Färöer-Rückens im Nord-Atlantik (OKADA & McINTYRE 1977) und treibt mit dem Nord-Atlantikstrom in das Europäische Nordmeer. Dementsprechend finden sich dort die größten Artenzahlen im Bereich des Norwegenstromes, von wo sie nach Norden und Westen, in Richtung auf die polaren Meeresgebiete, allmählich abnehmen.

Das Vorkommen der Arten wird vor allem von den Oberflächenwassermassen, in denen sie treiben, bedingt, zeigt aber auch eine Korrelation mit den Wassertemperaturen und wird außerdem von anderen ökologischen Faktoren, wie Lichtintensität, Nährstoffgehalt und Wasserbewegung (Vermischung und Turbulenz), beeinflusst.

Aus den Coccolithophoriden-Populationen, die im Frühjahr in das Europäische Nordmeer transportiert werden, entwickeln sich - abhängig vom Jahresgang der Sonneneinstrahlung und der Wassertemperaturen - Planktonblüten, die zu hohen Zelldichten in der epipelagischen Zone führen können. An diesen Blüten sind alle Arten beteiligt, doch wird der größte Teil der hohen Zellzahlen in den Blütenphasen von *Emiliania huxleyi* (bis über 80%) gestellt.

Mit ansteigenden Temperaturen verschieben sich im Laufe des Sommers Beginn und Höhepunkt der Blütenphasen allmählich nach Norden und Westen: Während vor Süd-Norwegen die Coccolithophoridenblüte im April beginnt und im Juni einen ersten Höhepunkt erreicht (BRAARUD et al. 1958, OKADA & McINTYRE 1979), ist die Hauptphase der Produktion im Seegebiet westlich von Jan Mayen im August und in der Framstraße erst im September zu beobachten (SAMTLEBEN & BICKERT 1990). Eine zweite Coccolithophoridenblüte, die vor Norwegen im Spätsommer (September) beobachtet werden kann (BRAARUD et al. 1958), fehlt in diesen Gebieten oder fällt mit der ersten, zeitlich verzögert einsetzenden Phase zusammen.

Obwohl mehrjährige Untersuchungen des Artenvorkommens und der Zelldichten von Coccolithophoriden-Floren (OKADA & McINTYRE 1979, SAKSHAUG et al. 1981) relativ starke Variationen und Unregelmäßigkeiten im Jahresgang ergeben haben, stimmt der Ablauf der sommerlichen Produktionsphasen im wesentlichen überein und zeigt

im Spätsommer (August/September) bei allgemein hohen Zelldichten die größte Anzahl von Arten in der Wassersäule. Aus diesem Grund wurden die Planktonproben für die vorliegende Untersuchung während dieser Monate genommen.

Wie alle Phytoplankter werden Coccolithophoriden von Zooplankton-Organismen gefressen. Dadurch wird einerseits die Zelldichte und die Intensität von Planktonblüten in der euphotischen Zone beeinflusst. Andererseits wird durch die absinkenden Kotballen ein Vertikalfluß von Coccolithophoriden-Material aus dem epipelagischen Bereich zum Meeresboden bewirkt und gesteuert.

An diesem Prozeß sind offensichtlich sehr verschiedene Gruppen des Zooplanktons beteiligt, wie sich aus den unterschiedlichen Größen und Formen der Kotballen erkennen läßt, die in den Filterproben aus der Wassersäule oder in Sedimentfallen-Material (vgl. SAMTLEBEN & BICKERT 1990) gefunden werden. Soweit zu erkennen, bestehen die meisten Kotballen aus Resten verschiedener Organismen, wobei Diatomeen und Coccolithen in allen Kotballentypen zu finden sind und unter dem hartschaligen Material den Hauptanteil bilden. Hierbei sieht man jedoch nur selten heile Coccosphären. In den meisten Fällen werden diese durch den Freßvorgang und die Kotballenbildung zerstört. Auch der größte Teil der Coccolithen wird bei diesen Prozessen zu kleinen Kalkpartikeln zerbrochen, die nicht mehr zu identifizieren sind. Die unterschiedliche Zerbrechlichkeit der verschiedenen Coccolithen bewirkt dabei eine Verschiebung der Artenanteile zugunsten der stabilen Formen, die bei Coccolithen im Sinkbereich der Wassersäule und im Sediment auf dem Meeresboden zu erkennen ist (s.u.).

Kompaktion, Größe und Form der Kotballen steuern ihre Sinkgeschwindigkeit, die für die größten, mit einem Durchmesser von ca. 100 µm, nach CARDER et al. (1982) ungefähr 100 m pro Tag beträgt. Kleinere Kotballen sinken entsprechend langsamer, haben eine größere Verweildauer in der Wassersäule, können länger und stärker von Bakterien besiedelt werden und zerfallen.

Der Zerfall von Kotballen hängt auch von ihrer Festigkeit ab: Die relativ großen Kotschnüre von Copepoden, die im Gebiet des Norwegenstromes den größten Anteil an der Beweidung des Phytoplanktons haben, erreichen tiefere Wasserschichten nur selten, da sie aufgrund ihres lockeren Aufbaues beim Absinken leicht zerfallen (NOJI 1989). Außerdem wird ein Teil der Kotballen von Planktonorganismen in tieferen Wasserschichten gefressen bzw. durch Koprörhexie, bei der die Hüllmembran abgefressen wird, zerstört.

Durch den Zerfall von Kotballen gelangen die in ihnen enthaltenen Skelett- und Schalenreste, u.a. auch Coccolithen, in das umgebende Wasser, bleiben schweben und werden allmählich gelöst.

Das Absinken von Coccolithophoriden in Makroaggregaten wird ebenfalls als ein wichtiger Prozeß für den Vertikalfluß zum Meeresboden betrachtet (CADEE 1985, SILVER & ALLDREDGE 1981), kann jedoch wegen des instabilen Aufbaues dieser Partikel in Sedimentfallen-Material nicht beobachtet werden. Bei der vorliegenden Untersuchung wurden mehrfach in Filterproben aus tieferen Bereichen der Wassersäule lockere Aggregate von Phytoplanktonorganismen gefunden, in denen, im Gegensatz zu Kotballen, häufig heile Coccosphären verschiedener Arten enthalten waren. Die geringe Anzahl der gefundenen Aggregate läßt aber keine Abschät-

zung darüber zu, welche Bedeutung die Bildung dieser Partikel für den Vertikalfluß und die Sedimentation von Coccolithophoriden im Europäischen Nordmeer hat.

Ein selbständiges Absinken von Coccolithophoriden ist unwahrscheinlich. Allenfalls bei den großen Coccosphären des Ruhestadiums von *Coccolithus pelagicus* wäre es vorstellbar, doch fehlen bisher Beobachtungen, die diesen Vorgang eindeutig belegen.

3. Untersuchungsmaterial, Methoden und Bearbeitung

3.1 Probenmaterial

Die Proben für diese Untersuchung wurden auf der METEOR-Fahrt 7-4/5 im August und September 1988 genommen. Die Probennahme folgte einem Transekt, das quer zu den Stromrichtungen der hauptsächlichlichen Oberflächenströme vom Vöring Plateau über Jan Mayen zum Scoresbysund (Ost-Grönland) führte (Abb.1). Auf diesem Transekt wurden 14 Stationen bearbeitet, deren Position, Wassertiefe und Lage innerhalb eines Stromgebietes auf Tabelle 1 angegeben sind (vgl. Abb.2).

Auf jeder Station wurden, abhängig von Temperatur- und Salinitätswerten aus CTD-Sondenprofilen, sechs Planktonproben aus unterschiedlichen Wassertiefen genommen:

Im euphotischen Bereich (1) an der Wasseroberfläche (0-1m), (2) oberhalb der Temperatursprungschicht (10-40m), (3) unterhalb der Temperatursprungschicht (25-60m); im Sinkbereich (4) in 200m Tiefe, (5) in 500mTiefe, (6) abhängig von der Wassertiefe 300-500m über dem Boden (Abb.3 und 5-12).

Tabelle 1: Stationsliste

Nr.	Position	WT (m)	GIK-/Meteor Nr.	Datum	Meeresgebiet	Stromgebiet	
1	66° 56' N-07° 44' E	974	23312-2/463	18.08.88	Vöring Plateau	Norwegenstrom	Atlantisches Wasser
2	67° 25' N-05° 14' E	1401	23316-3/467	19.08.88	" "	"	"
"	67° 39' N-05° 47' E	1424	"	22.08.88	" "	"	"
3	68° 41' N-05° 55' E	3028	- /530	29.08.88	Lofoten Becken	"	"
4	70° 03' N-00° 06' E	3298	23337-1/536	01.09.88	" "	"	"
5	70° 57' N-05° 32' W	1735	23357-3/579	19.09.88	Jan Mayen Bruchzone	"	"
6	71° 38' N-08° 25' W	1958	23342-3/552	10.09.88	" "	Jan Mayen Strom	Mischwasser aus
7	70° 20' N-10° 38' W	1745	23354-4/576	18.09.88	Island Plateau	Norwegenstrom-	Atlantischem und
8	70° 01' N-12° 26' W	1822	23352-2/572	16.09.88	" "	Ausläufer	Polarem Wasser
9	70° 34' N-12° 43' W	1401	23353-1/574	17.09.88	" "	"	"
10	72° 13' N-13° 00' W	2408	23343-1/554	11.09.88	"	Jan Mayen Strom	"
11	71° 18' N-14° 04' W	1209	23346-3/560	13.09.88	Kolbeinsey Rücken	Ost-Grönlandstrom-	Polares Wasser
12	70° 27' N-16° 05' W	1235	23347-4/564	14.09.88	" "	Ausläufer	"
13	70° 22' N-18° 21' W	1679	23351-4/570	16.09.88	Grönland Schelfhang	Ost-Grönlandstrom	"
14	70° 24' N-19° 21' W	403	23350-4/568	15.09.88	Grönland Schelf	"	"

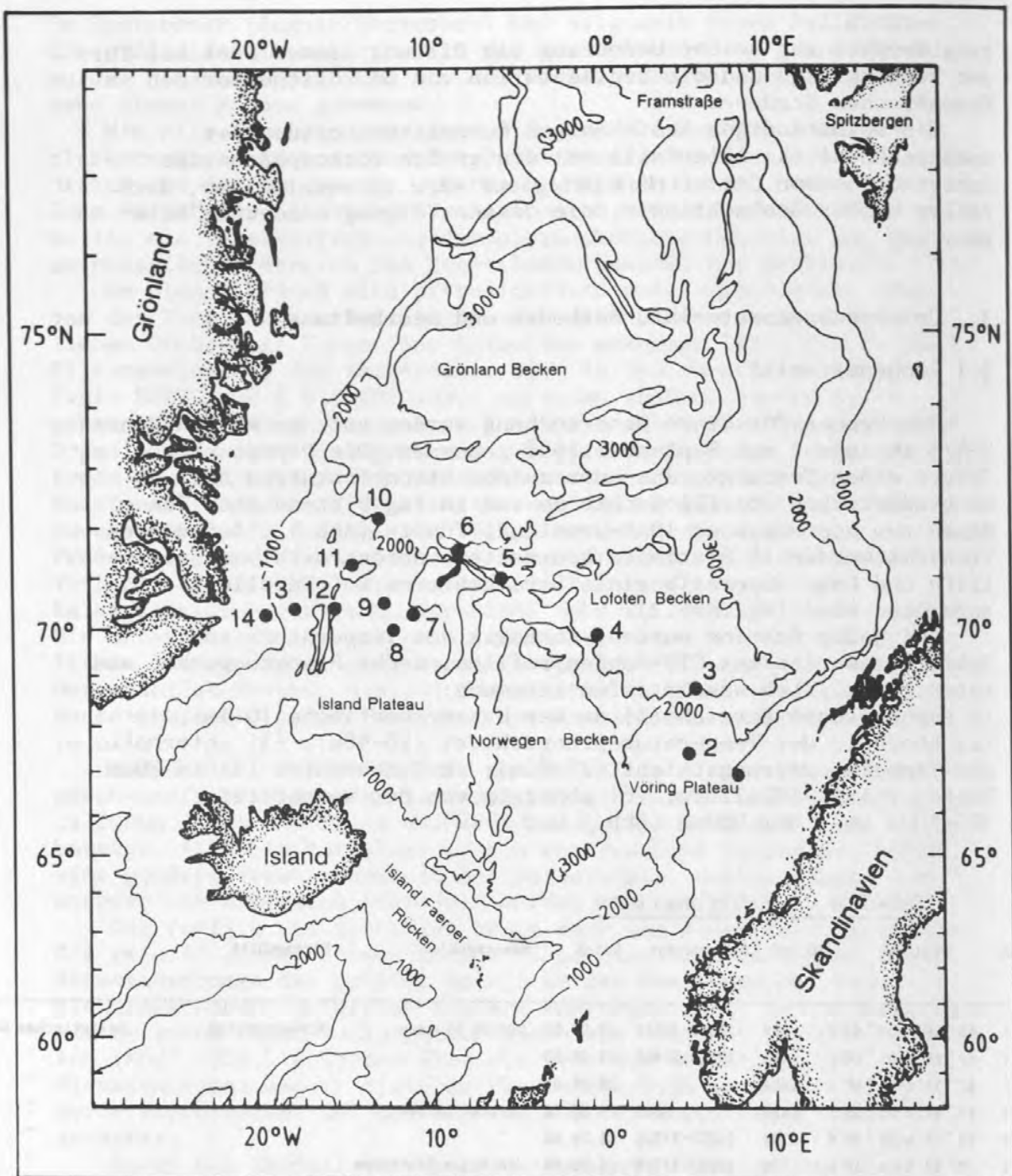


Abb. 1: Lage der Stationen auf dem bearbeiteten Transekt vom Vøring Plateau über Jan Mayen zum Scoresbysund (Ost-Grönland).

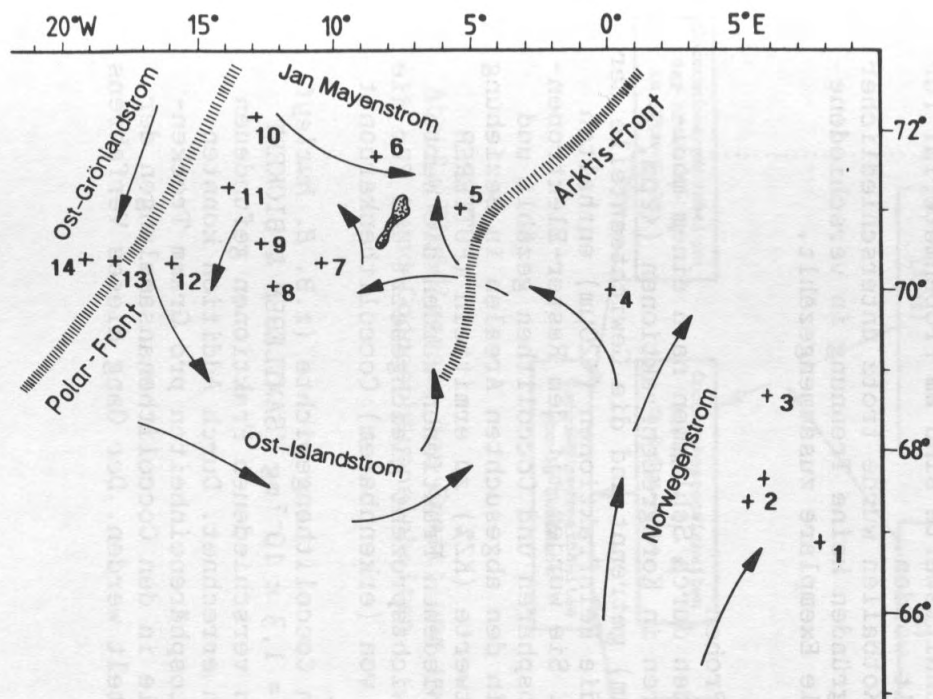


Abb.2: Hauptstromsysteme und ozeanographische Fronten im Bereich des bearbeiteten Transekts.

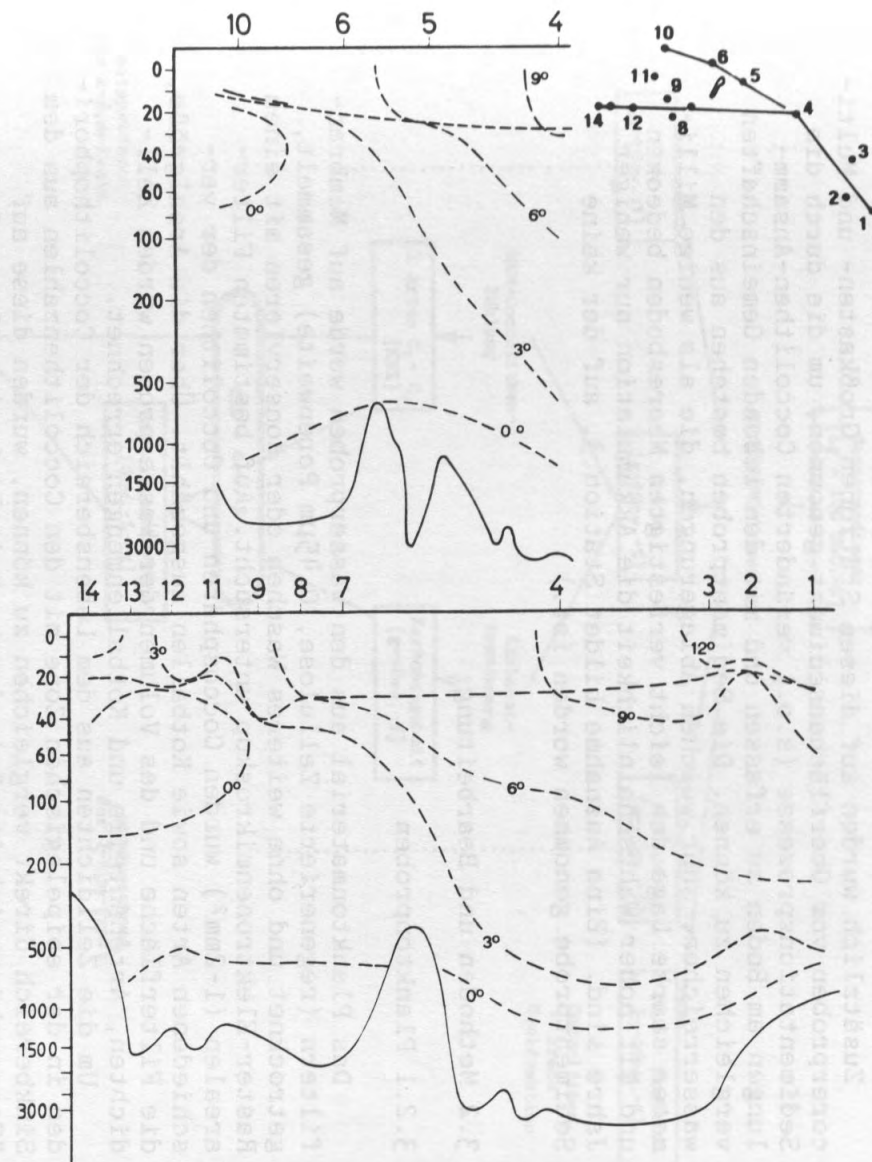


Abb.3: Vertikale Temperaturschnitte während der Probennahme (August-September 1988) auf dem bearbeiteten Transekt (Lage der dargestellten Profile rechts oben).

Zusätzlich wurden auf diesen Stationen Großkasten- und Multi-corerproben vom Oberflächensediment genommen, um die durch die Sedimentationsprozesse (s.o.) veränderten Coccolithen-Ansammlungen am Boden zu erfassen und mit den lebenden Gemeinschaften vergleichen zu können. Die Sedimentproben bestehen aus den wasserreichen, sehr weichen Ablagerungen, die als wenige Millimeter starke Lage den leicht verfestigten Meeresboden bedecken und mit hoher Wahrscheinlichkeit die Akkumulation nur weniger Jahre sind. (Eine Ausnahme bildet Station 3, auf der keine Sedimentprobe genommen worden ist.)

3.2 Methoden und Bearbeitung

3.2.1 Planktonproben

Das Planktonmaterial aus den Wasserproben wurde auf Membranfiltern (regenerierte Zellulose, $0,45\mu\text{m}$ Porenweite) gesammelt, getrocknet und ohne weiteres Waschen oder Konservieren mit einem Raster-Elektronenmikroskop untersucht. Auf bestimmten Filterarealen ($1\text{-}2\text{mm}^2$) wurden Coccosphären und Coccolithen der verschiedenen Arten sowie Kotballen ausgezählt. Über die Arealgröße, die Filterfläche und das Volumen der Wasserproben wurden Zelldichten, Artenanteile und Kotballenmengen errechnet.

Um die Zelldichten aus dem Lebensbereich der Coccolithophoriden in der epipelagischen Zone mit den Coccolithenzahlen aus dem Sinkbereich direkt vergleichen zu können, wurden diese auf "Coccosphäreneinheiten" (= durchschnittliche Anzahl von Coccolithen pro Coccosphäre der betreffenden Art) umgerechnet. Die hierfür verwendeten Durchschnittswerte sind am Probenmaterial für diese Untersuchung ermittelt worden.

Bei den Zählungen der Kotballen wurde trotz unterschiedlicher Formen und Größen aus Zeitgründen keine Trennung in verschiedene Typen versucht, sondern alle Exemplare zusammengezählt.

3.2.2 Oberflächensediment-Proben

Die Sedimentproben wurden durch Schlämmen nach einem modifizierten ATTERBERG-Verfahren in Korngrößenfraktionen ($<2\mu\text{m}$, $2\text{-}6\mu\text{m}$, $6\text{-}20\mu\text{m}$, $20\text{-}63\mu\text{m}$, $>63\mu\text{m}$) getrennt und die Gewichtsanteile der Fraktionen ermittelt. Nur die Feinfraktionen ($<20\mu\text{m}$) enthalten Coccolithophoridenmaterial. Sie wurden mit dem Raster-Elektronenmikroskop untersucht, Coccosphären und Coccolithen gezählt und zur Anzahl aller Partikel in den abgesuchten Arealen in Beziehung gesetzt, um Kornzahlprozentwerte (KZ%) zu ermitteln (FÜTTERER 1977). Innerhalb der verschiedenen Fraktionen wurden die Werte für Kornzahlprozent und Gewichtsprozent gleichgesetzt und für die gezählten Arten der Anteil von (erkennbarem) Coccolithenkarbonat am Gesamtmaterial bestimmt.

Mit Hilfe der mittleren Coccolithengewichte (z.B. *E. huxleyi* = $3 \times 10^{-9}\text{mg}$, *C. pelagicus* = $1,3 \times 10^{-7}\text{mg}$ (SAMTLEBEN & BICKERT 1990) wurden für die in den verschiedenen Fraktionen gefundenen Arten die Coccolithenzahlen errechnet. Durch Addition konnten hieraus die Anzahl der Coccosphäreneinheiten pro Gramm Trockengewicht und die Artenanteile in den Coccolithenansammlungen der Oberflächensedimente ermittelt werden. Der Gang dieses Verfahrens ist in Abb.4 dargestellt.

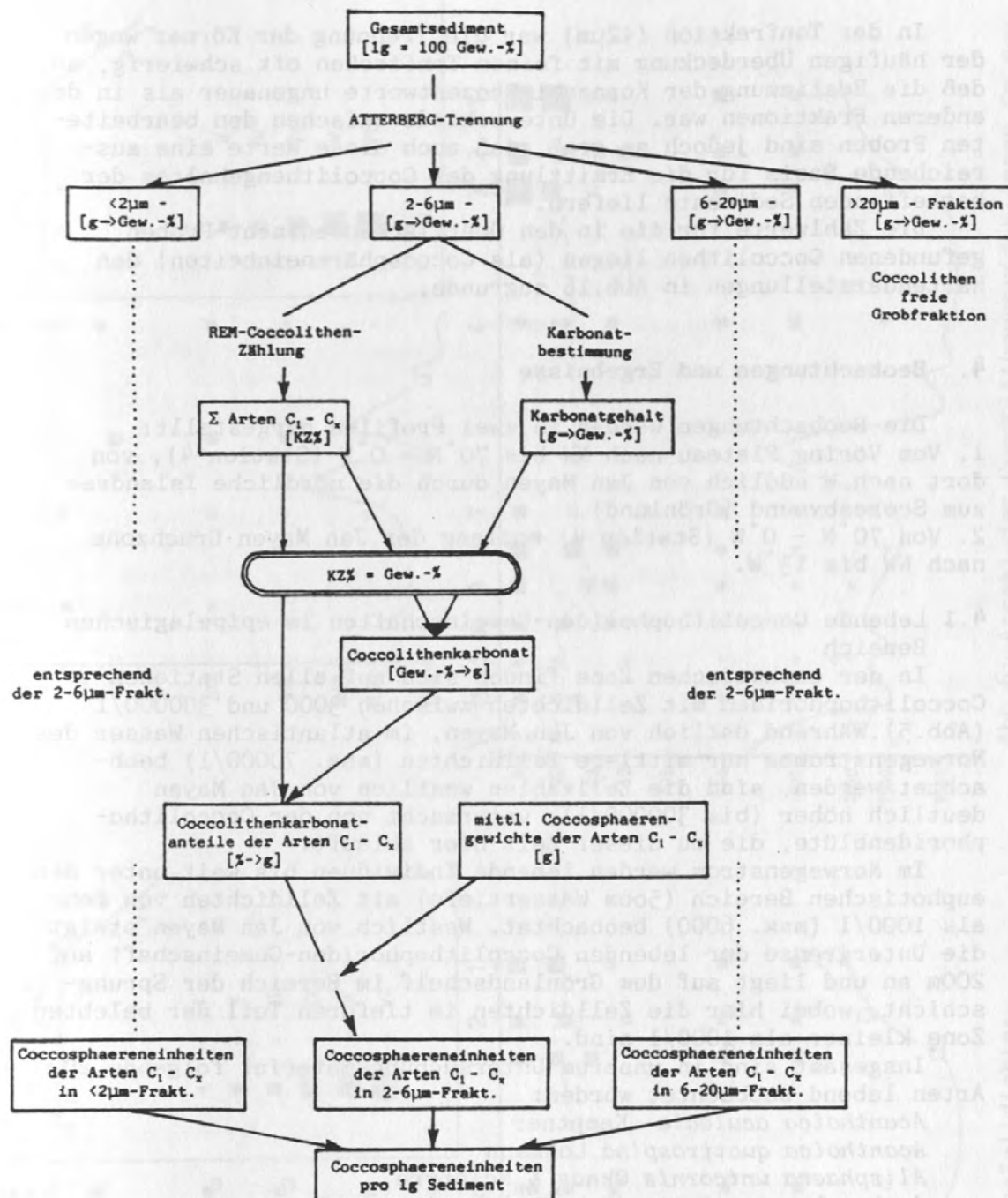


Abb.4: Flußdiagramm der Ermittlung von Coccolithenkarbonat und Cocco-sphaereneinheiten.

In der Tonfraktion ($<2\mu\text{m}$) war die Trennung der Körner wegen der häufigen Überdeckung mit feinen Tonflocken oft schwierig, so daß die Bestimmung der Kornzahl-Prozentwerte ungenauer als in den anderen Fraktionen war. Die Unterschiede zwischen den bearbeiteten Proben sind jedoch so groß, daß auch diese Werte eine ausreichende Basis für die Ermittlung des Coccolithengehaltes der betreffenden Sedimente liefern.

Die Zählwerte für die in den Oberflächensediment-Proben gefundenen Coccolithen liegen (als Coccosphäreneinheiten) den Kartendarstellungen in Abb.16 zugrunde.

4. Beobachtungen und Ergebnisse

Die Beobachtungen werden in zwei Profilen dargestellt:

1. Vom Vöring Plateau nach NW bis $70^{\circ}\text{N} - 0^{\circ}\text{W}$ (Station 4), von dort nach W südlich von Jan Mayen durch die nördliche Islandsee zum Scoresbysund (Grönland).
2. Von $70^{\circ}\text{N} - 0^{\circ}\text{W}$ (Station 4) entlang der Jan Mayen Bruchzone nach NW bis 13°W .

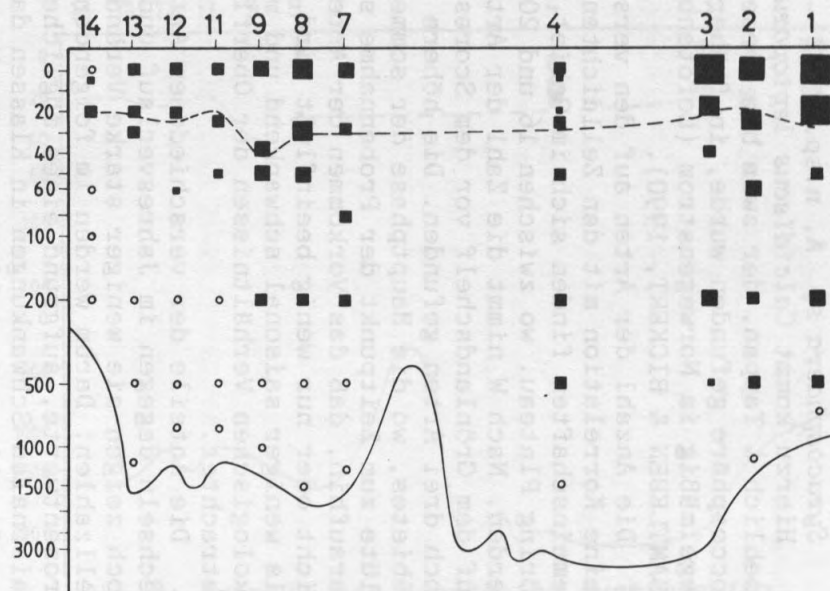
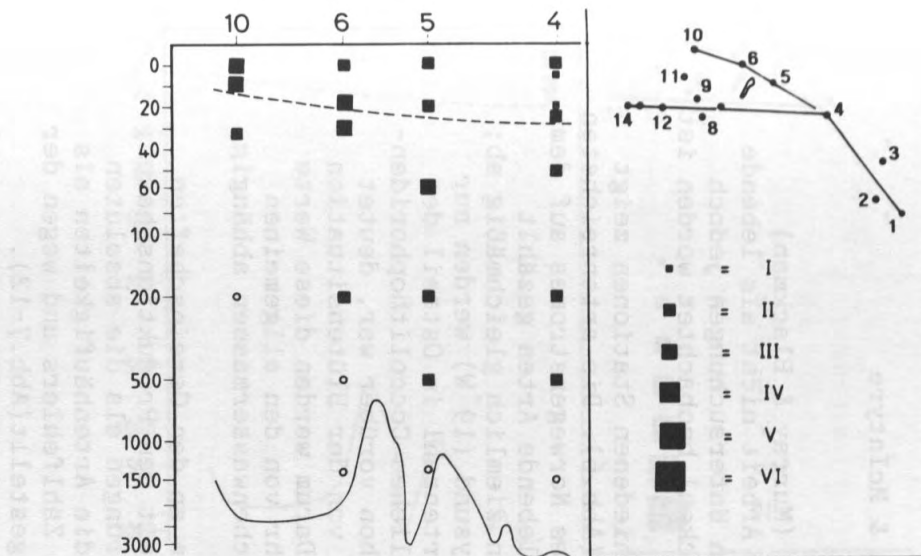
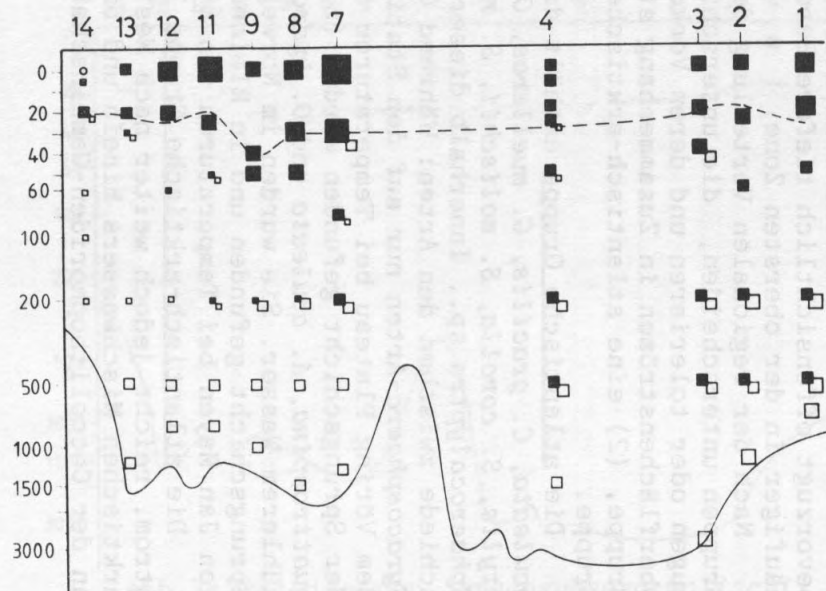
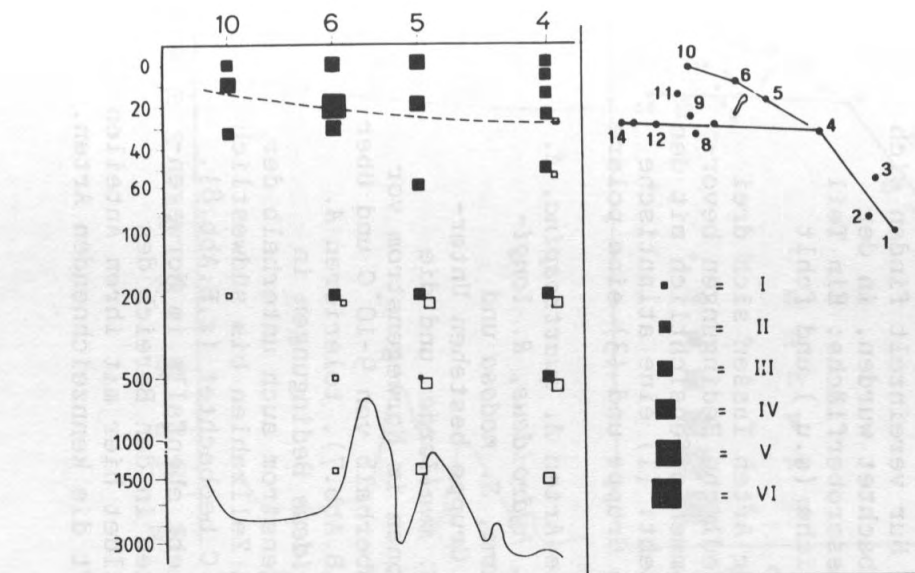
4.1 Lebende Coccolithophoriden-Gemeinschaften im epipelagischen Bereich

In der euphotischen Zone finden sich auf allen Stationen Coccolithophoriden mit Zelldichten zwischen 3000 und 300000/l (Abb.5). Während östlich von Jan Mayen, im atlantischen Wasser des Norwegenstromes nur mittlere Zelldichten (max. 70000/l) beobachtet werden, sind die Zellzahlen westlich von Jan Mayen deutlich höher (bis 300000/l), verursacht von der Coccolithophoridenblüte, die zu dieser Zeit hier abläuft.

Im Norwegenstrom werden lebende Individuen bis weit unter den euphotischen Bereich (500m Wassertiefe) mit Zelldichten von mehr als 1000/l (max. 6000) beobachtet. Westlich von Jan Mayen steigt die Untergrenze der lebenden Coccolithophoriden-Gemeinschaft auf 200m an und liegt auf dem Grönlandschelf im Bereich der Sprungschicht, wobei hier die Zelldichten im tieferen Teil der belebten Zone kleiner als 1000/l sind.

Insgesamt sind in unserem Untersuchungsmaterial folgende 20 Arten lebend beobachtet worden:

Acanthoica aculeata Kamptner
Acanthoica quattrosperma Lohmann
Alisphaera unicornis Okada & McIntyre
Anthosphaera robusta (Lohmann) Kamptner
Calciopappus caudatus Gaarder & Ramsfjell
Coccolithus pelagicus (Wallich) Schiller
(*Crystallolithus hyalinus* Gaarder & Markali)
Corisphaera gracilis Kamptner
Emiliania huxleyi (Lohmann) Hay & Mohler
Gephyrocapsa muelleri Breheret
Ophiaster hydroideus (Lohmann) Lohmann
Papposphaera sagittifera Manton, Sutherland & McCully
Papposphaera lepida Tangen
Rhabdosphaera longistylis Schiller
Sphaerocalyptra sp.
Syracosphaera borealis Okada & McIntyre
Syracosphaera corolla Lecal
Syracosphaera molischii Schiller



Syracosphaera nana (Kamptner) Okada & McIntyre

Syracosphaera nodosa Kamptner

Syracosphaera sp. A, n.sp..

Hierzu kommt *Calcidiscus leptoporus* (Murray & Blackman)

Loeblich & Tappan, der zwar bei dieser Arbeit nicht als lebende Coccosphäre gefunden wurde, in früheren Untersuchungen jedoch regelmäßig im Norwegenstrom (Lofotenbecken) beobachtet worden ist (SAMTLEBEN & BICKERT, 1990).

Die Anzahl der Arten auf den verschiedenen Stationen zeigt keine Korrelation mit den Zelldichten (Abb.6). Die artenreichsten Gemeinschaften finden sich im Gebiet des Norwegenstromes auf dem Vöring Plateau, wo zwischen 16 und 20 lebende Arten gezählt werden. Nach W nimmt die Zahl der Arten ziemlich gleichmäßig ab; auf dem Grönlandschelf vor dem Scoresbysund (19°W) werden nur noch drei Arten gefunden. Die höhere Artenzahl im Ostteil des Gebietes, wo die Hauptphase der sommerlichen Coccolithophoridenblüte zum Zeitpunkt der Probennahme schon vorüber war, deutet daraufhin, daß das Vorkommen der Arten von der Blütensituation nicht oder nur wenig beeinflusst wird. Darum werden diese Werte als weniger saisonal schwankend und mehr von den allgemeinen ökologischen Verhältnissen der Oberflächenwassermassen abhängig betrachtet.

Die Anteile der verschiedenen Arten an den Gemeinschaften wechseln dagegen im Jahresverlauf und mit den Produktionsphasen; doch zeigen sie weniger starke Veränderungen als die absoluten Zellzahlen. Darum werden im folgenden die Artenhäufigkeiten als Prozentwerte, aufgrund eines möglichen Zählfehlers und wegen der saisonalen Schwankungen in Klassen dargestellt (Abb.7-12).

Im allgemeinen bleibt in den Wassersäulenprofilen die Anzahl der Arten oberhalb der Sprungschicht etwa gleich, nimmt dann mit größerer Wassertiefe unregelmäßig ab. Nur vereinzelt finden sich alle Arten, die auf einer Station beobachtet wurden, in der artenreichsten Gemeinschaft an der Wasseroberfläche: Ein Teil bevorzugt offensichtlich tiefere Bereiche (s.u.) und fehlt häufiger in der obersten Zone.

Nach der regionalen Verteilung der Arten lassen sich drei Gruppen unterscheiden, die unterschiedliche Bedingungen bevorzugen oder tolerieren und deren Vorkommen offensichtlich mit den Oberflächenströmen in Zusammenhang steht: (1) eine atlantische Gruppe, (2) eine atlantisch-arktische Gruppe und (3) eine polare Gruppe.

Die atlantische Gruppe enthält die Arten *A. quattrosphina*, *A. aculeata*, *C. gracilis*, *G. muelleriae*, *O. hydroideus*, *R. longistylis*, *S. corolla*, *S. molischii*, *S. nana*, *S. nodosa* und *Sphaerocalyptra* sp.. Innerhalb dieser Gruppe bestehen Unterschiede zwischen den Arten: Während *G. muelleriae* und die *Syracosphaera*-Arten nur auf den Stationen im Norwegenstrom vor dem Vöring Plateau bei Temperaturen oberhalb von 9-10°C und über der Sprungschicht gefunden wurden (z.B. Abb.7), tolerieren *A. quattrosphina*, *A. aculeata* und *O. hydroideus* Bedingungen in kühlerem Wasser. Sie wurden im Norwegenstrom auch unterhalb der Sprungschicht gefunden und in kleinen Zellzahlen bis südwestlich von Jan Mayen bei Temperaturen von 6°C beobachtet (z.B. Abb.8).

Die atlantisch-arktische Gruppe lebt ebenfalls im Norwegenstrom, reicht jedoch weiter nach Westen in den Bereich des arktischen Mischwassers hinein und bildet hier mit ihren Anteilen an der Coccolithophoriden-Gemeinschaft die kennzeichnenden Arten.

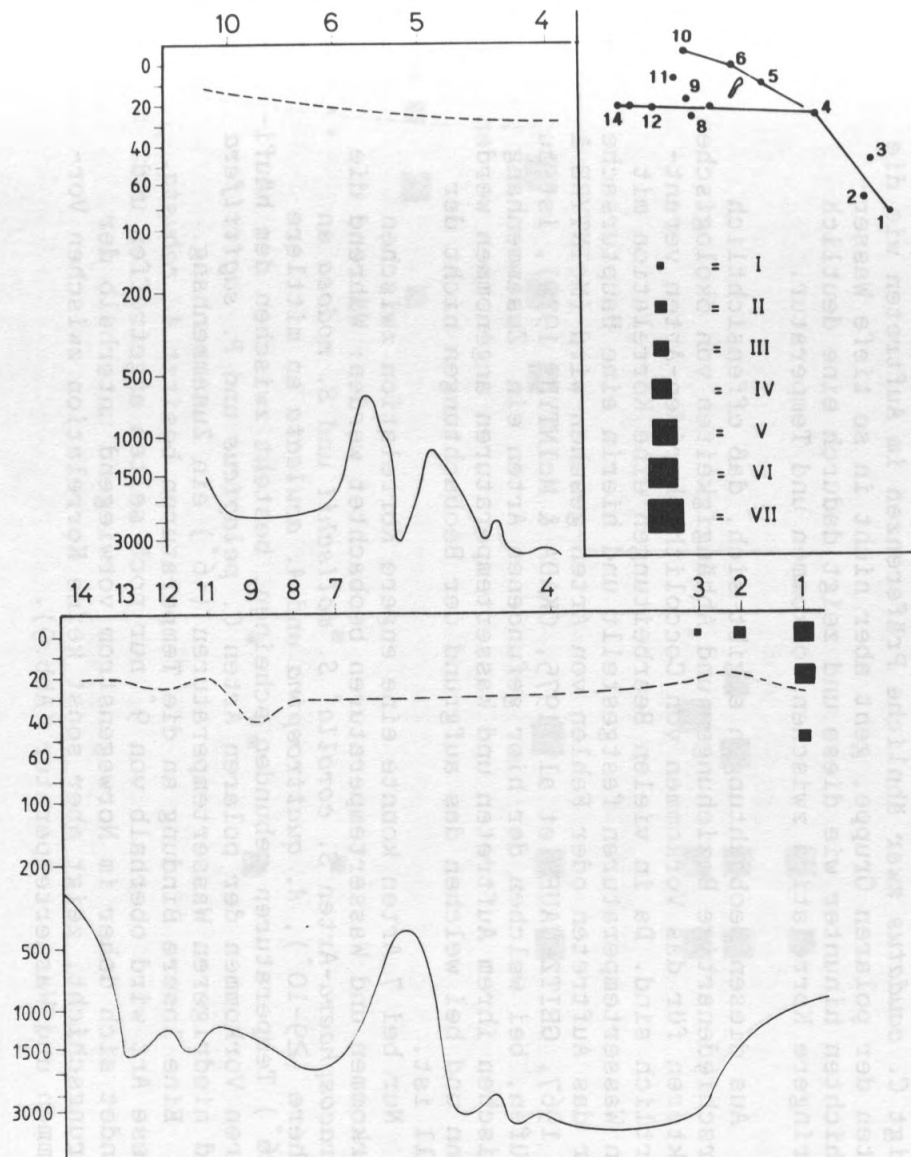


Abb.7: Anteile von *Syracosphaera molischii* (atlantische Gruppe) an den Cocolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben).

Klassen (Abb.7-12): I: <2%, II: 3-5%, III: 6-10%, IV: 11-20%, V: 21-40%, VI: 41-80%, VII: >80%

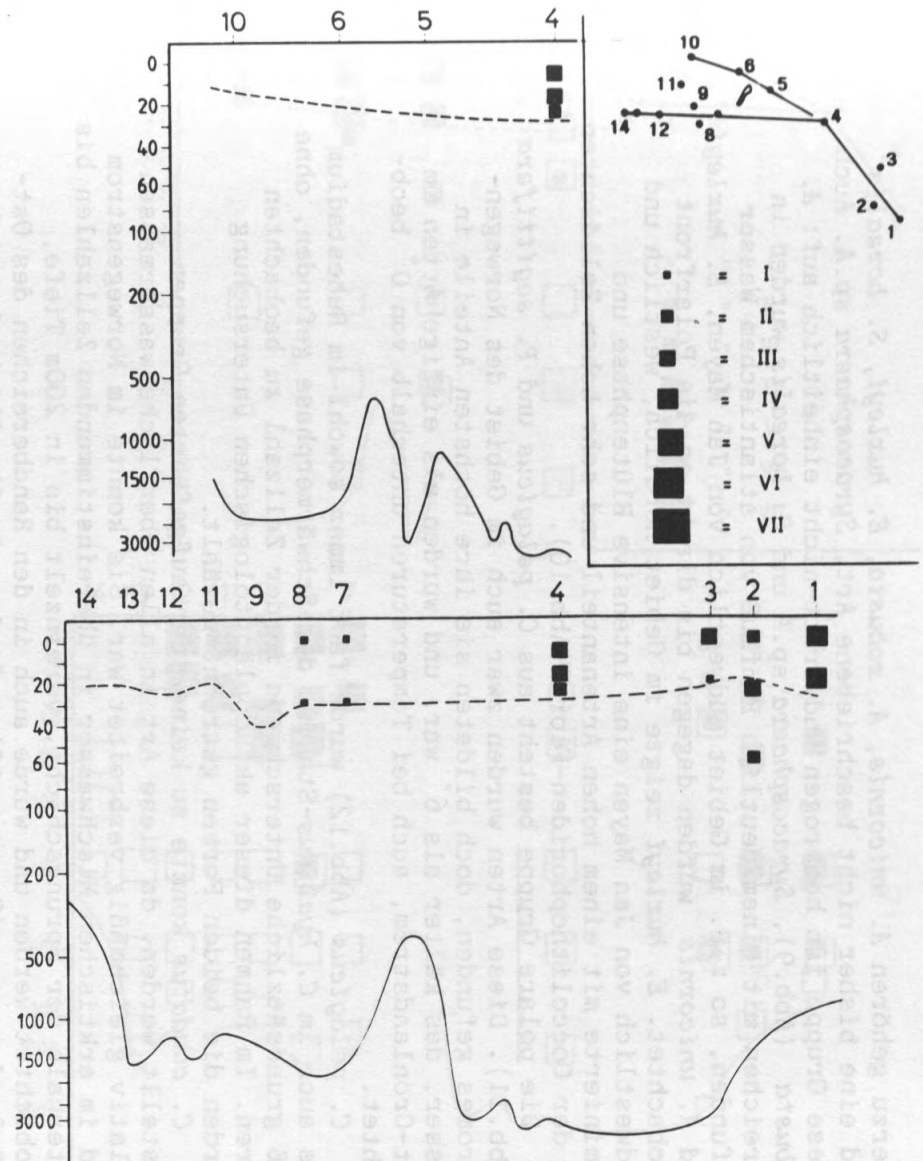


Abb.8: Anteile von *Acanthoica quattrosipina* (atlantische Gruppe) an den Cocolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben).

Hierzu gehören *A. unicornis*, *A. robusta*, *E. huxleyi*, *S. borealis* und eine bisher nicht beschriebene Art, *Syracosphaera* sp.A. Auch diese Gruppe ist heterogen und tritt nicht einheitlich auf: *A. robusta* (Abb.9), *Syracosphaera* sp.A und *S. borealis* wurden in Bereichen mit einem deutlich Einfluß von atlantischem Wasser gefunden, so z.B. im Gebiet südwestlich von Jan Mayen. *E. huxleyi* und *A. unicornis* wurden dagegen bis direkt an die Polarfront beobachtet. *E. huxleyi* zeigte im Gebiet nördlich, westlich und südwestlich von Jan Mayen eine intensive Blütenphase und dominierte mit einem hohen Artenanteil und sehr hohen Zelldichten in der Coccolithophoriden-Flora (Abb.10).

Die polare Gruppe besteht aus *C. pelagicus* und *P. sagittifera* (Abb.11). Diese Arten wurden zwar auch im Gebiet des Norwegenstromes gefunden, doch bildeten sie ihre höchsten Anteile in Wasser, das kälter als 6° war, und wurden als einzige Arten im Ost-Grönlandstrom, auch bei Temperaturen unterhalb von 0° beobachtet.

C. pelagicus (Abb.12) wurde fast immer sowohl im Ruhestadium als auch im *C. hyalinus*-Stadium der Schwärmerphase gefunden, ohne daß grundsätzliche Unterschiede in der Zellzahl zu beobachten waren. Im Rahmen dieser aktuopaläontologischen Untersuchung wurden die beiden Formen getrennt gezählt.

C. caudatus konnte zu keiner der aufgeführten Gruppen gestellt werden, da diese Art in allen Oberflächenwassermassen relativ gleichmäßig verbreitet war. Sie konnte im Norwegenstrom und im arktischen Mischwasser in übereinstimmenden Zellzahlen bis unterhalb der Sprungschicht, vereinzelt bis in 200m Tiefe, beobachtet werden und wurde auch in den Randbereichen des Ost-Grönlandstromes (Station 13) gefunden. Im Oberflächenbereich zeigt *C. caudatus* zwar ähnliche Präferenzen im Auftreten wie die Arten der polaren Gruppe, geht aber nicht in so tiefe Wasserschichten hinunter wie diese und zeigt dadurch eine deutlich geringere Korrelation zwischen Vorkommen und Temperatur.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß offensichtlich verschiedenartige Beziehungen und Abhängigkeiten von ökologischen Faktoren für das Vorkommen von Coccolithophoriden-Arten verantwortlich sind. Da in vielen Bearbeitungen eine Korrelation mit den Wassertemperaturen festgestellt und hierin eine Hauptursache für das Auftreten oder Fehlen von Arten gesehen wird (McINTYRE & BE 1967, GEITZENAUER et al. 1975, OKADA & McINTYRE 1979), ist zu prüfen, bei welchen der hier gefundenen Arten ein Zusammenhang zwischen ihrem Auftreten und Wassertemperaturen angenommen werden kann und bei welchen das aufgrund der Beobachtungen nicht der Fall ist.

Nur bei 7 Arten konnte eine engere Korrelation zwischen Vorkommen und Wassertemperaturen beobachtet werden: Während die *Syracosphaera*-Arten *S. corolla*, *S. molischii* und *S. nodosa* an höhere ($\geq 9-10^\circ$), *A. quattrosperma* und *A. aculeata* an mittlere ($\geq 6^\circ$) Temperaturen gebunden scheinen, besteht zwischen dem häufigeren Vorkommen der polaren Arten *C. pelagicus* und *P. sagittifera* und niedrigeren Wassertemperaturen ($< 6^\circ$) ein Zusammenhang.

Eine losere Bindung an die Temperaturen besitzt *A. robusta*. Diese Art wird oberhalb von 9° nur noch selten angetroffen und findet sich daher im Norwegenstrom vorwiegend unterhalb der Sprungschicht, zeigt aber sonst keine Korrelation zwischen Vorkommen und Wassertemperatur (Abb.9).

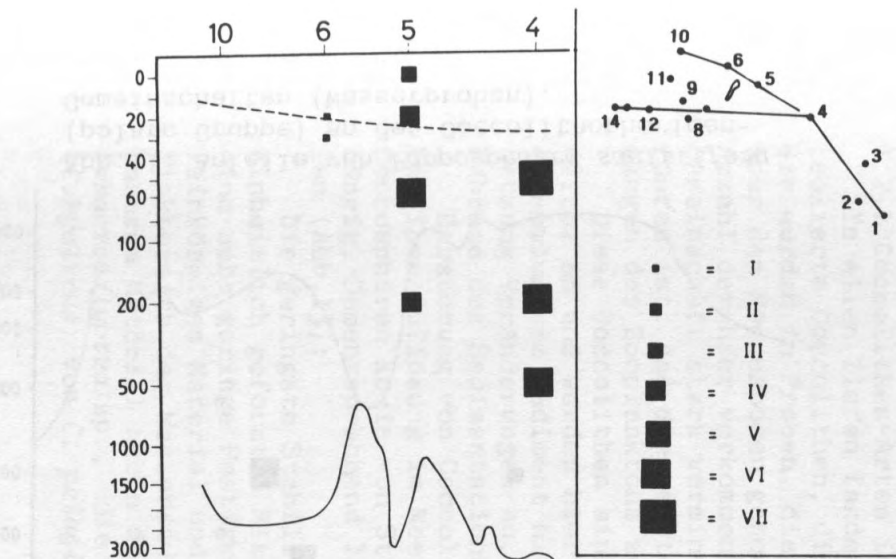


Abb. 9: Anteile von *Anthosphaera robusta* (atlantisch-arktische Gruppe) an den Coccolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben).

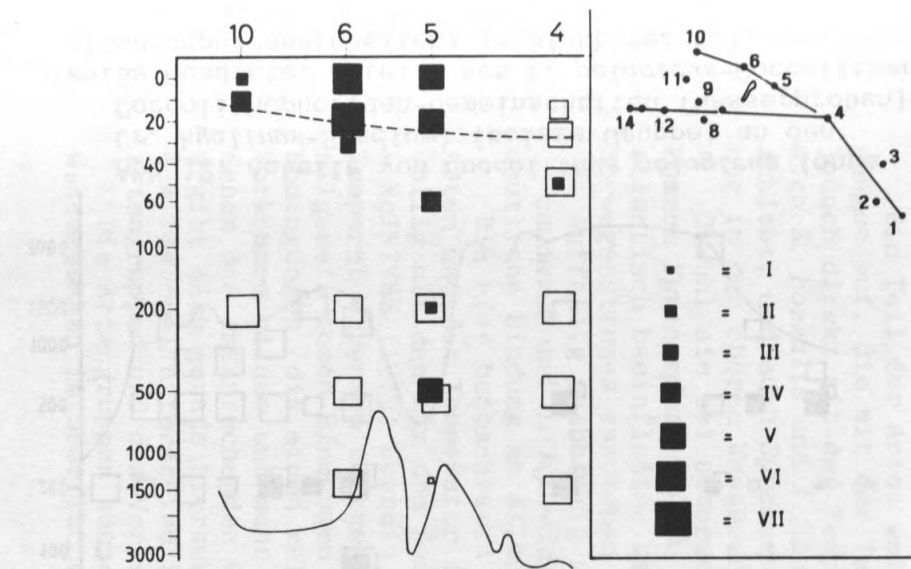


Abb. 10: Anteile von *Emiliana huxleyi* (atlantisch-arktische Gruppe) an den Coccolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben). (weiße Quadrate: Anteile von *E. huxleyi*-Coccolithen (Coccosphäreneinheiten) im Sinkbereich.)

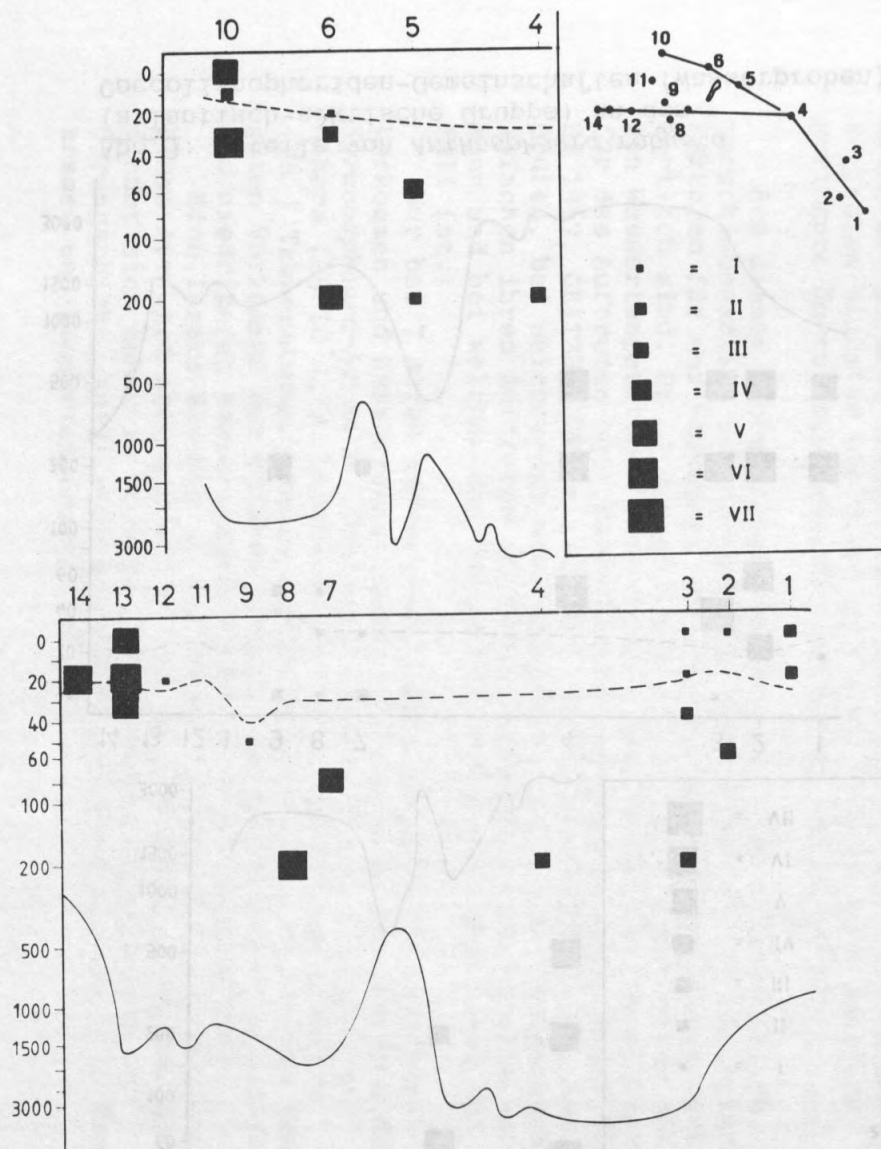


Abb. 11: Anteile von *Papposphaera sagittifera* (polare Gruppe) an den Cocolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben).

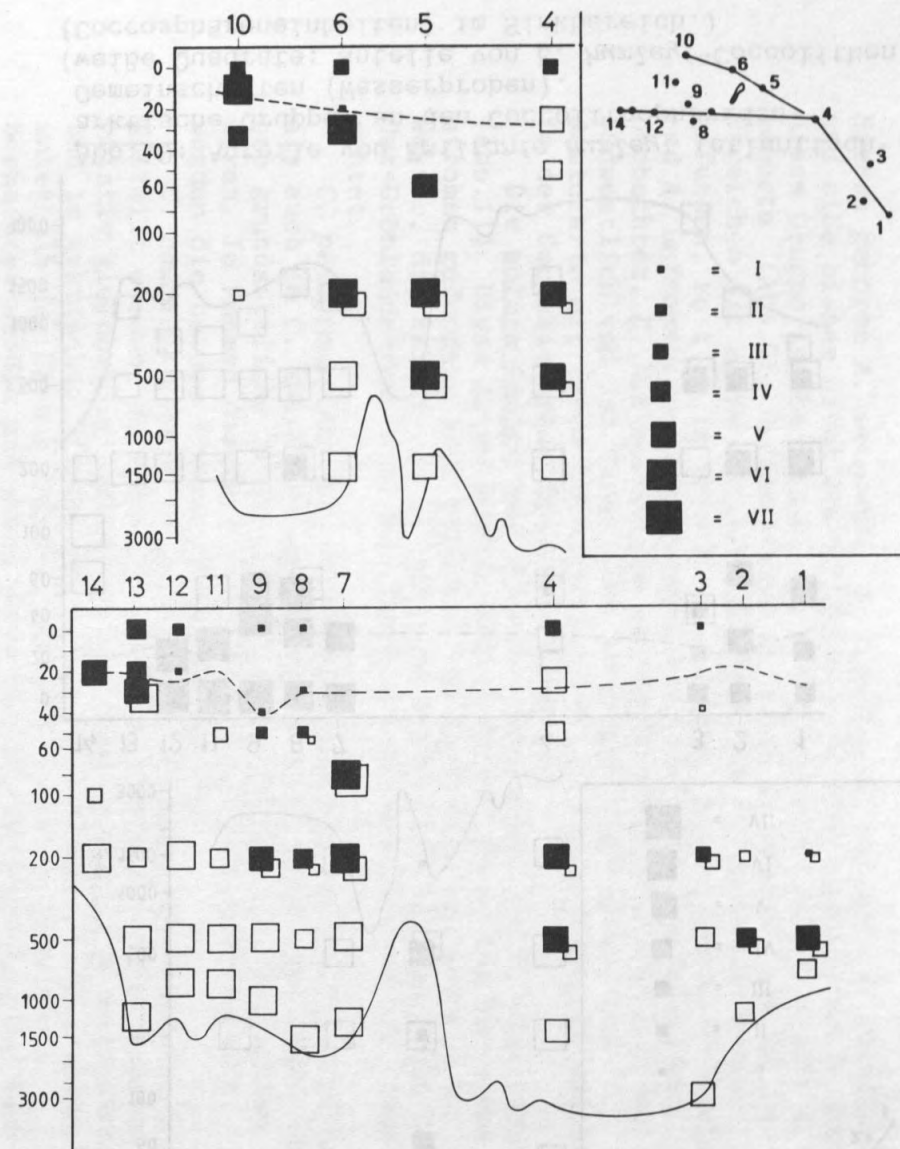


Abb. 12: Anteile von *Cocolithus pelagicus* (ohne *Cr. hyalinus*-Stadium) (polare Gruppe) an den Cocolithophoriden-Gemeinschaften (Wasserproben). (weiße Quadrate: Anteile von *C. pelagicus*-Cocolithen (Coccosphäreneinheiten) im Sinkbereich.)

Ein Teil der Arten weist deutliche Abhängigkeiten von Bedingungen auf, die mit der Temperatursprungschicht wechseln, ohne jedoch direkt mit der Temperatur gekoppelt zu sein. So finden sich *S. borealis* und *A. unicornis* immer oberhalb der Sprungschicht; und auch *Syracosphaera* sp.A tritt in höheren Anteilen nur in den oberen Wasserschichten auf.

Obwohl sie bei unterschiedlichen Temperaturen auftreten, kommen *Syracosphaera* sp.A, *S. borealis* und *A. robusta* stets in atlantisch beeinflussten Wassermassen vor, die als Ausläufer des Norwegenstromes anzusehen sind.

Auffällig unabhängig von Wassertemperaturen sind *E. huxleyi*, *C. caudatus* und *O. hydroideus*. Die letztere zeigt aber eine deutliche Bindung an atlantisches Wasser.

Die hier beobachteten Beziehungen zwischen der Verteilung der Arten und der Temperatur des umgebenden Wassers stimmen nur z.T. völlig mit den für den Nord-Atlantik angegebenen Werten von OKADA & McINTYRE (1979) überein, die für einige der Arten niedrigere Temperaturgrenzen festgestellt haben. Einerseits zeigt das die allgemein losen Bindungen von Coccolithophoriden an Temperaturbedingungen, die einen relativ weiten ökologischen Rahmen für ihr Vorkommen bilden und mehr die Wassermassen charakterisieren, in denen die entsprechenden Gemeinschaften leben. Andererseits ergibt sich gerade hieraus, daß ein engerer Zusammenhang zwischen dem regional unterschiedlichen Auftreten der Arten und Artengruppen und dem Verlauf der Oberflächenströme besteht.

Die Artengruppen können also zur Kennzeichnung der Wassermassen im Oberflächenbereich dienen.

4.2 In der Wassersäule schwebende Coccolithen

4.2.1 Coccolithen-Arten im Sinkbereich

In allen Tiefen fanden sich in der Wassersäule schwebende isolierte Coccolithen, die aus zerfallenen Kotballen stammten. Sie wurden in Proben, die aus 200m und 500m Wassertiefe und dicht über dem Meeresboden genommen wurden, gezählt (Abb.13,14). Die Anzahl der hier vorkommenden Arten ist gegenüber der lebenden Gemeinschaft stark vermindert, was vor allem darauf zurückzuführen ist, daß die meisten Formen schon bei den Verdauungsvorgängen des Zooplanktons zerstört werden.

Diese Coccolithen sinken aufgrund ihrer geringen Größe nicht weiter ab und werden hier aufgelöst. Obwohl sie zur Coccolithen-Ansammlung im Sediment nicht beitragen, zeigt ihre Artenzusammensetzung Veränderungen an, die die Coccolithophoriden-Gemeinschaft während des Sedimentationsvorganges durchmacht.

Zerstörung von Coccolithophoriden durch Zooplanktonorganismen und ihre Auflösung im Meerwasser sind weitgehend vom Aufbau der Coccosphären sowie von Struktur und Größe der Coccolithen abhängig. Dementsprechend lassen sich große Unterschiede feststellen (Abb.13):

Die geringste Stabilität besitzen Holococcolithen, die aus einheitlich geformten Mikrokristallen zusammengesetzt sind und eine sehr geringe Festigkeit haben. Sie zerfallen leicht zu feinkörnigem Material und werden als erkennbare Partikel im Sinkbereich der Wassersäule nicht angetroffen. Dies betrifft in unserem Material neben den *Sphaerocalyptraceae*, *C. gracilis* und *Sphaerocalyptra* sp., die Holococcolithen des Schwärmerstadiums (*C. hyalinus*) von *C. pelagicus*.

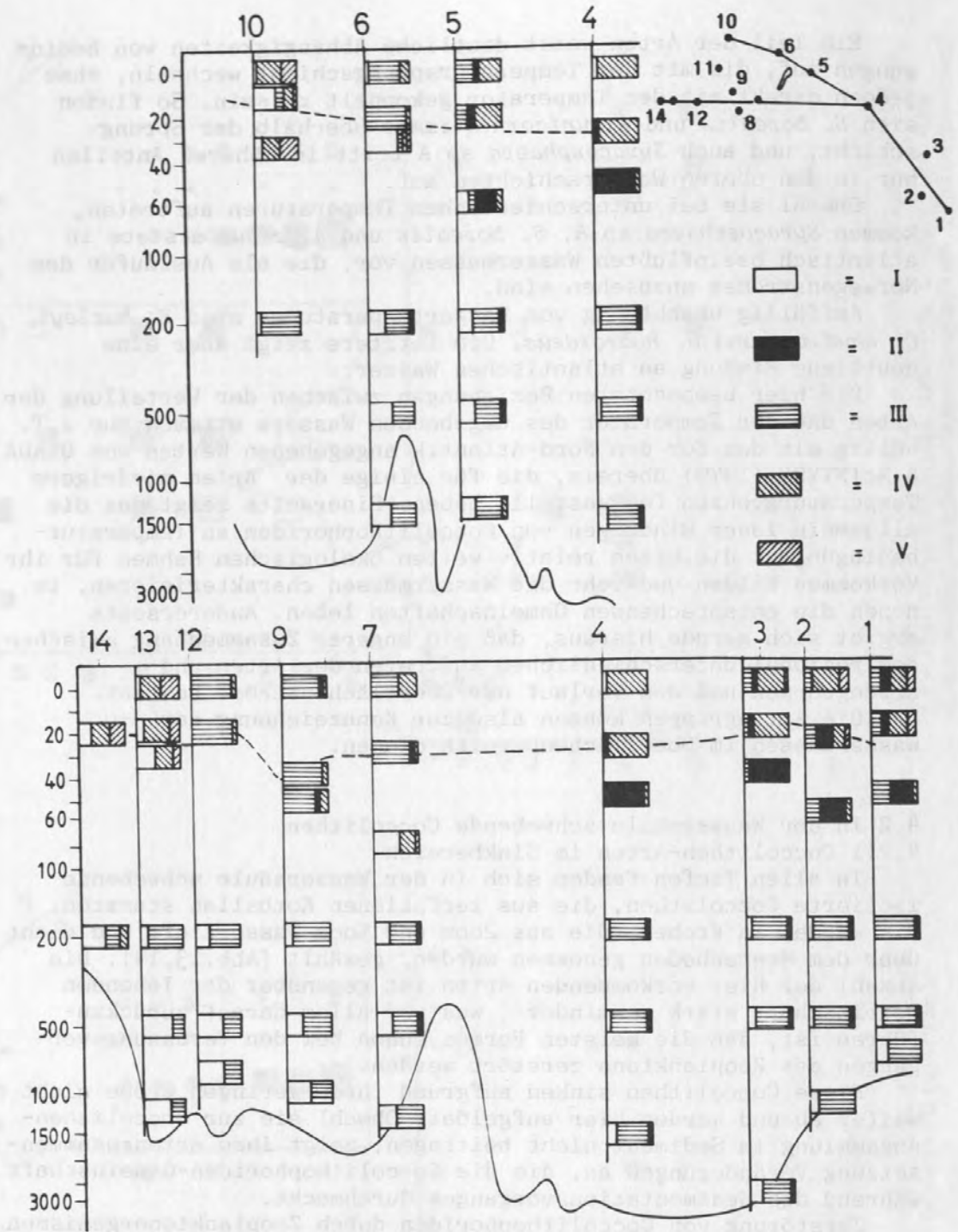


Abb.13: Anteile von Artengruppen mit unterschiedlicher Erhaltungsfähigkeit (Balken = 100%)

(<100m = lebende Coccolithophoriden-Gemeinschaft)

(≥200m = schwebende Coccolithen im Sinkbereich)

Klassen: I: *Coccolithus pelagicus*,

II: *Rhabdosphaeraceae*,

III: *Coccolithaceae* (v.a. *E. huxleyi*)

IV: *Syracosphaeraceae* und *Papposphaera*,

V: *Holococcolithen* (*Sphaerocalyptraceae* und *Cr. hyalinus*).

Ähnlich ist es mit den Arten der *Syracosphaeraceae*, zu denen außer der Gattung *Syracosphaera* selbst auch *A. unicornis*, *C. caudatus* und *O. hydroideus* gehören. Ihre Coccolithen sind zumeist recht klein und zart und bilden Coccosphären, die z.T. länglich-oval geformt und so wenig fest sind, daß sie schon auf den Filtern der Planktonproben zusammenfallen. Coccolithen dieser Gruppe sind nur sehr selten in Wasserproben zu finden und nicht im Sediment zu erwarten. Das gleiche gilt für die leicht gebauten Skelette von *Papposphaera sagittifera* und *P. lepida*.

Eine etwas höhere Festigkeit haben die Coccolithen der *Rhabdosphaeraceae*, *Acanthoica aculeata*, *A. quattrosphina* und *Anthosphaera robusta*, die als scheibenförmige Cyrtolithen, z.T. mit einem Zentralfortsatz, ausgebildet sind. Sie kommen bis in tiefere Wasserschichten vor; doch zeigen ihre mit der Tiefe stark abnehmenden Anteile, daß auch sie aufgelöst und zerstört werden.

Die höchste Chance, erhalten zu bleiben, besitzen die *Coccolithaceae*, deren Coccosphären aus doppelscheibenförmigen Placolithen aufgebaut und deshalb relativ fest sind. Auch die Coccolithen selber haben durch ihre Form eine höhere Stabilität und werden nicht so schnell zerstört wie andere Typen. Hierher gehören neben *Gephyrocapsa muelleri* und *Calcidiscus leptoporus*, die in unserem Material nur selten vorkamen, vor allem *Emiliania huxleyi* und *Coccolithus pelagicus*.

E. huxleyi besitzt mehrlagig aufgebaute, offenbar recht feste Coccosphären, wirkt aber durch die gitter- und speichenradartige Gestalt der Coccolithen relativ zart und empfindlich. Nach dem Erhaltungsgrad eines großen Teiles der Coccolithen in der Wassersäule zu schließen, ist jedoch die Widerstandsfähigkeit dieser Form gegenüber Anlösung hoch, eventuell verursacht durch eine organische Membran, die die Kalzitelemente der Coccolithen einhüllt. Vor allem aber ist es die außerordentlich hohe Zellzahl, mit der diese Art im Europäischen Nordmeer vorkommt, große Planktonblüten bildet und die Coccolithophoriden-Flora dominiert, die sie nach einer starken Beweidung durch das Zooplankton und einer Zerstörung des überwiegenden Teiles der Coccolithen immer noch relativ häufig in allen Wasserschichten vorkommen läßt.

Die großen Coccosphären des Ruhestadiums von *C. pelagicus* haben durch die feste Doppelscheibenform der Placolithen, aus denen sie gebildet sind, die höchste Stabilität. Sie sind die einzigen Coccolithophoridengehäuse, die mehrfach unzerstört in kompaktiertem Kotballenmaterial beobachtet wurden. Ihre massiven Coccolithen finden sich in allen Bereichen der Wassersäule, wobei mit größerer Tiefe eine Zunahme ihres Anteils zu beobachten ist, die ihre Widerstandsfähigkeit belegt.

Die Überlieferung der in den verschiedenen Oberflächenwassermassen des Europäischen Nordmeeres lebenden Gruppen von Coccolithophoriden-Arten (s.o.) wird durch die unterschiedliche Stabilität der Coccosphären und Coccolithen stark beeinflusst (Abb.14): Die nur im Norwegenstrom vorkommenden Arten der atlantischen Gruppe, die überwiegend zu den wenig stabilen *Syracosphaeraceae* und *Rhabdosphaeraceae* gehören oder Holococcolithen-bildende *Calyptrorphaeraceae* sind, bleiben nicht erhalten. Von dieser Gruppe werden nur *G. muelleri* und *C. leptoporus* überliefert, die jedoch nur sehr untergeordnet in der lebenden Gemeinschaft vorkommen und in den Wasserproben selten waren. Gleiches gilt für den größeren Teil der Arten in der atlantisch-arktischen Gruppe mit Ausnahme von *E. huxleyi*, die weit in der Wassersäule

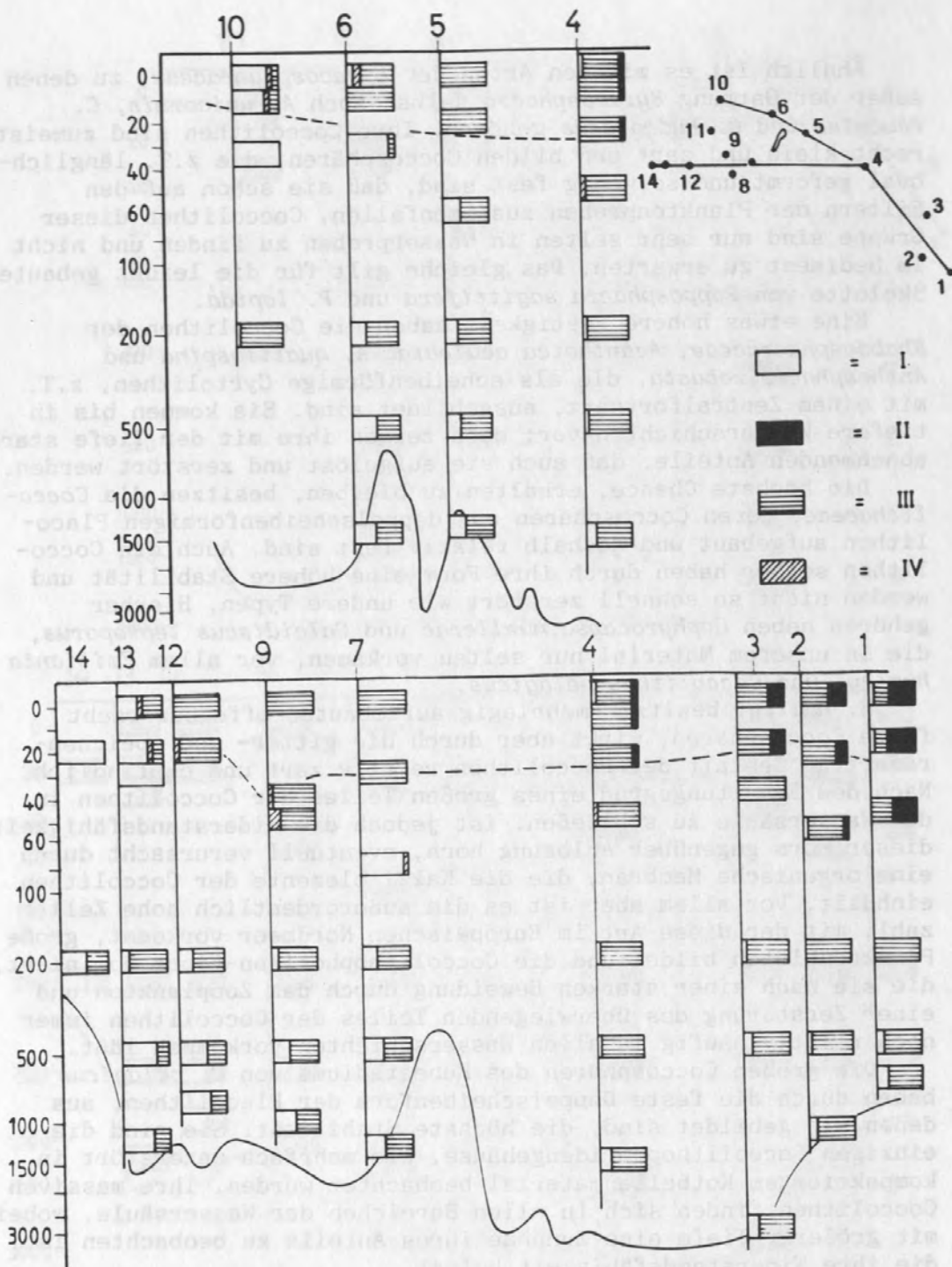


Abb.14: Anteile der regionalen Artengruppen
(im Vergleich zu Abb. 13)

Klassen: I: polare Gruppe,
II: atlantische Gruppe,
III: atlantisch-arktische Gruppe,
IV: unabhängig (*C. caudatus*).

verbreitet ist. Von der polaren Artengruppe ist die zart gebaute *P. sagittifera* nicht erhaltungsfähig, während *C. pelagicus*, wie oben ausgeführt, das größte Überlieferungspotential besitzt.

Daraus ergibt sich, daß *E. huxleyi* als Vertreter der atlantisch-arktischen Gruppe und *C. pelagicus* als Mitglied der polaren Gruppe fast die einzigen Arten sind, die die schwebenden Coccolithen-Ansammlungen im tieferen Teil der Wassersäule bilden. Hierbei zeigt sich einerseits in der Mehrzahl der Profile mit größerer Wassertiefe eine relative Zunahme von *C. pelagicus*, die auf die hohe Lösungsresistenz dieser Form zurückzuführen ist. Andererseits verschiebt sich das Verhältnis zwischen den beiden Arten auch in westlicher Richtung zugunsten von *C. pelagicus*, so daß diese Art, die in der Wassermasse unter dem Norwegenstrom gegenüber *E. huxleyi* nur untergeordnet vorkommt, westlich und südwestlich von Jan Mayen einen etwa gleichen Anteil aufweist und in den tieferen Wasserschichten unter dem Ost-Grönlandstrom das zahlenmäßige Übergewicht besitzt. Hierin zeigt sich, wenn auch in verzerrter Form, die regionale Zuordnung der beiden Arten und ihr unterschiedliches Vorkommen in den Oberflächenwassermassen des Europäischen Nordmeeres.

Die schwebenden Coccolithen-Ansammlungen in den tiefen Schichten des Sinkbereiches zeigen trotz starker Veränderungen, daß ihre Zusammensetzung vom Aufbau der lebenden Gemeinschaften in den Oberflächenwassermassen abhängig ist.

4.2.2 Verdriftete Coccolithen im Oberflächenwasser

Im Seegebiet um Jan Mayen, auf den Stationen 5, 9, 10, wurden im Oberflächenwasser Coccolithen der subtropischen und der Übergangszone (nach McINTYRE & BE 1967) gefunden. Es handelt sich um die Arten: *Gephyrocapsa oceanica*, *Umbilicosphaera sibogae*, *Helicosphaera carteri*, *Rhabdosphaera claviger*, *Umbellosphaera tenuis*, *Syracosphaera pulchra*. Daneben kommen *Calcidiscus leptoporus* und *Gephyrocapsa muelleri* vor, die zwar sporadisch auch im atlantischen Wasser des Norwegenstromes beobachtet werden, ihre Hauptverbreitung aber im Südteil des Nord-Atlantiks haben.

Es handelt sich hierbei ausschließlich um Coccolithen, die z.T. schon deutliche Korrosionserscheinungen zeigen. Sie können in den Wasserproben recht zahlreich sein (bis 50000/l). Diese Coccolithen-Ansammlungen sind mit hoher Wahrscheinlichkeit Reste von Planktongemeinschaften aus dem südlichen Nord-Atlantik, die als tote Coccolithenansammlungen mit dem atlantischen Oberflächenwasser in das Europäische Nordmeer verdriftet worden sind.

Mit Ausnahme von *Umbellosphaera tenuis* und *Syracosphaera pulchra* sind es relativ lösungsresistente Formen. Wenn diese Coccolithen von Planktonorganismen gefressen oder agglutiniert werden bzw. in Makroaggregaten gefangen werden, können sie absinken und mit in das Sediment gelangen.

Das Vorkommen dieser Arten in einem Teil der Sedimentproben (s.u.) läßt sich durch derartige Vorgänge erklären.

4.3 Coccolithen-Ansammlungen (Taphozöosen) in Oberflächensedimenten

In Proben von der Sedimentoberfläche finden sich immer erheblich weniger Coccolithophoriden-Arten als in den Lebensgemeinschaften derselben Gebiete. Proben unter dem Norwegenstrom

enthielten maximal fünf, Proben aus dem Gebiet um Jan Mayen maximal drei Arten (Abb.15). Dies zeigt die geringe Erhaltungsfähigkeit der meisten im Europäischen Nordmeer lebenden Coccolithophoriden-Arten. Noch deutlicher wird dieser Befund, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß außer *E. huxleyi* und *C. pelagicus* nur *C. leptoporus* und *G. muelleriae* regelmäßig, wenn auch in kleinen Anteilen, in den Sedimentproben zu finden waren; Arten, die in der lebenden Gemeinschaft selten sind, aber durch ein höheres Erhaltungspotential in der Taphozönose angereichert werden. Neben ihnen kommen *H. carteri*, *S. pulchra* und *U. sibogae*, die als Coccolithen in diese Region verdriftet worden sind (s.o.), häufiger im Sediment vor als *A. robusta*, *A. quattrosospina* und *S. borealis*, die äußerst selten gefunden werden. Hieraus ergibt sich, daß die Erhaltungsfähigkeit der Arten den größten Einfluß auf ihr Vorkommen in Sedimentgemeinschaften hat und Art und Menge des Auftretens in den Lebensgemeinschaften stark verändern kann.

Den Hauptanteil der Coccolithenansammlungen in den Sedimenten bilden *E. huxleyi* und *C. pelagicus*. Ihre Mengen wurden nach der in 3.2.2 beschriebenen Methode ermittelt und sind in Abb.16 dargestellt. Die Zahlenangaben beziehen sich auf Coccusphären-einheiten pro g Feinfraktion ($<20\mu\text{m}$), da der Anteil der coccolithenfreien Grobfraktion in den verschiedenen Gebieten stark wechselt, wobei vor allem die Mengen von terrigenem Material einerseits und planktischen Foraminiferen andererseits sehr unterschiedlich sein können.

Im Bereich des Norwegenstromes, im Norwegen Becken und auf dem Vöring Plateau, finden sich bis mehr als 500×10^6 Coccusphäreneinheiten pro g Feinfraktion im Sediment. Die Zahlen nehmen nach Westen ab; südwestlich von Jan Mayen finden sich noch $100-200 \times 10^6$; und im Bereich des Ost-Grönlandstromes fehlen Coccolithen in den Oberflächensedimenten, die auch völlig kalkfrei sind. Noch deutlicher als in der Gesamtmenge der Coccolithen kommt der Wechsel von den Sedimentationsverhältnissen unter dem Norwegenstrom zu denen im arktischen Bereich unter dem Ost-Grönlandstrom in der Änderung des Zahlenverhältnisses zwischen *E. huxleyi* und *C. pelagicus* zum Ausdruck (Abb.16): Während im Ostteil des Gebietes *E. huxleyi* mit mehr als 80% stark überwiegt, hat *C. pelagicus* nordöstlich und südwestlich von Jan Mayen den Hauptanteil.

Ein Vergleich der Zahlenverhältnisse *E. huxleyi* : *C. pelagicus* in den Oberflächensedimenten mit denen der schwebenden Coccolithenansammlungen in den tieferen Wasserschichten derselben Gebiete (vgl. 4.2.1) zeigt, daß die Verschiebung zugunsten von *C. pelagicus* weitergegangen ist: Während westlich und südwestlich von Jan Mayen im Wasser die zahlenmäßigen Anteile der beiden Arten etwa gleich sind, tritt im Sediment *E. huxleyi* gegenüber *C. pelagicus* deutlich zurück. Daß diese Veränderung überwiegend durch Kalklösung in Zusammenhang mit den niedrigen Wassertemperaturen verursacht ist, erhellt sich aus der Beobachtung, daß dieser Prozeß von Osten nach Westen mit sinkenden Temperaturen in den tieferen Wasserschichten zunimmt: Auf dem dem Vöring Plateau ist noch keine Verschiebung zu beobachten, hat also keine weitere Lösung stattgefunden, dagegen ist im Gebiet um Jan Mayen die Lösung schon so stark, daß eine deutliche Veränderung der Anteile zugunsten des lösungsresistenteren *C. pelagicus* bewirkt wird. Im kalten Wasser weiter westlich werden alle Coccolithen, auch die

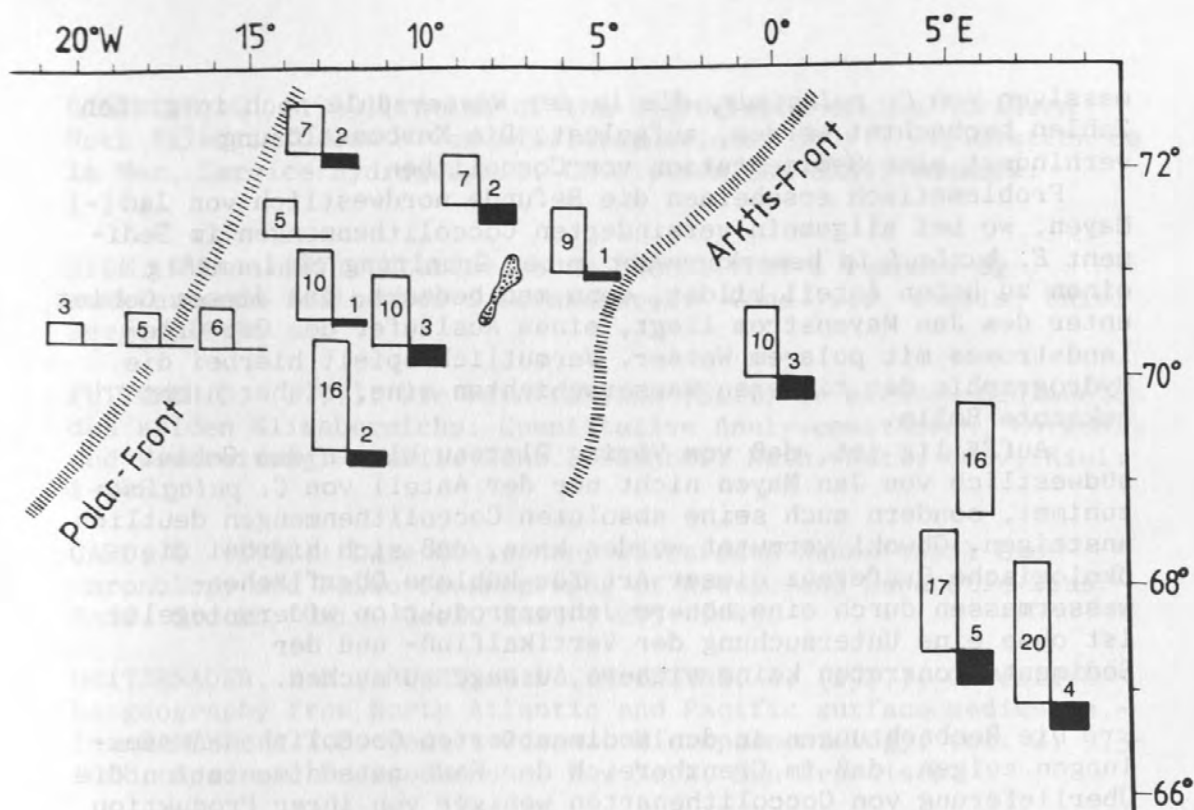


Abb.15: Anzahl der Coccolithophoriden-Arten in den Plankton-Gemeinschaften (weiß) und Anzahl der Coccolithen-Arten im Oberflächensediment (schwarz).

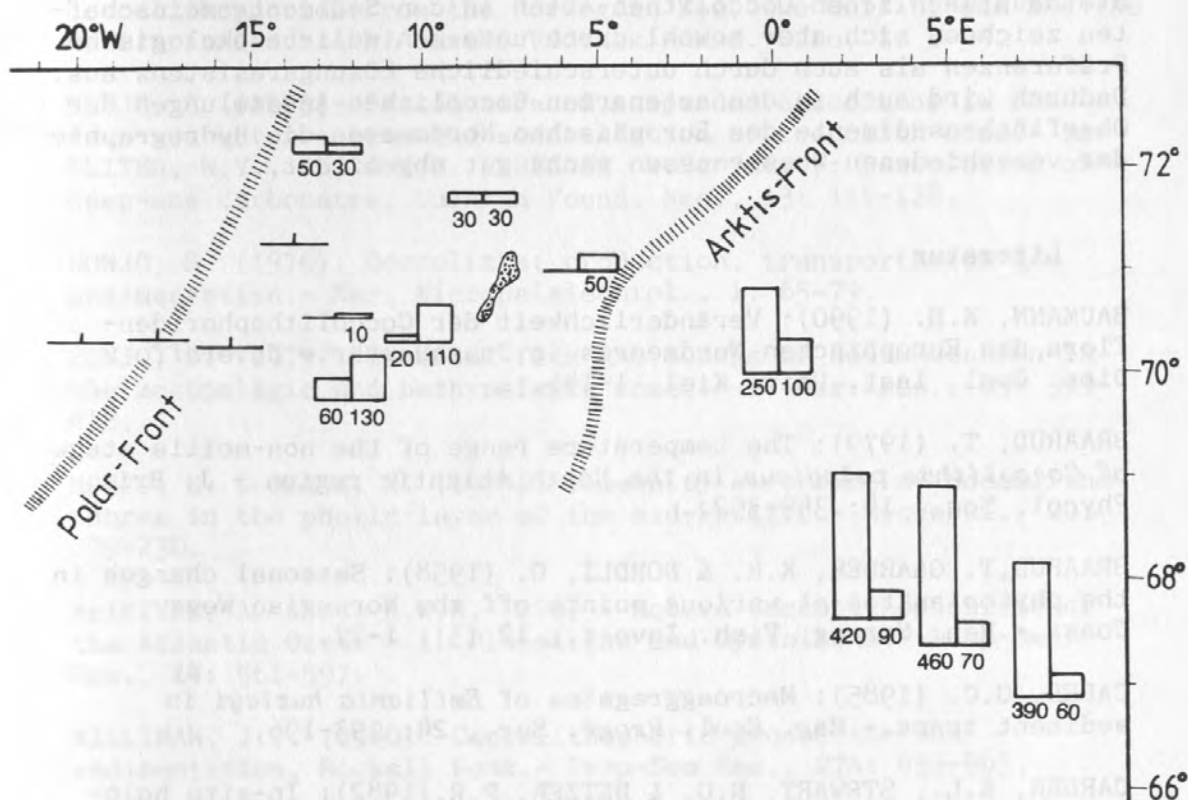


Abb.16: Coccolithenmengen von *E. huxleyi* (links) und *C. pelagicus* (rechts) im Oberflächensediment (Anzahl der Coccosphäreneinheiten $\times 10^6$ pro g Feinfraktion ($< 20\mu\text{m}$)).

massiven von *C. pelagicus*, die in der Wassersäule noch in großen Zahlen beobachtet werden, aufgelöst. Die Karbonatlösung verhindert eine Sedimentation von Coccolithen.

Problematisch erscheinen die Befunde nordwestlich von Jan Mayen, wo bei allgemein verminderten Coccolithenmengen im Sediment *E. huxleyi* in bemerkenswert guter Erhaltung zahlenmäßig einen zu hohen Anteil bildet, wenn man bedenkt, daß dieses Gebiet unter dem Jan Mayenstrom liegt, einem Ausläufer des Ost-Grönlandstromes mit polarem Wasser. Vermutlich spielt hierbei die Hydrographie der tieferen Wasserschichten eine, bisher nicht bekannte Rolle.

Auffällig ist, daß vom Vöring Plateau bis in das Gebiet südwestlich von Jan Mayen nicht nur der Anteil von *C. pelagicus* zunimmt, sondern auch seine absoluten Coccolithenmengen deutlich ansteigen. Obwohl vermutet werden kann, daß sich hierbei die ökologische Präferenz dieser Art für kühlere Oberflächenwassermassen durch eine höhere Jahresproduktion widerspiegelt, ist ohne eine Untersuchung der Vertikalfluß- und der Sedimentationsraten keine sichere Aussage zu machen.

Die Beobachtungen an den sedimentierten Coccolithen-Ansammlungen zeigen, daß im Grenzbereich der Karbonatsedimentation die Überlieferung von Coccolithenarten weniger von ihrer Produktion oder dem vom Zooplankton gesteuerten Vertikalfluß abhängt als von ihrer Lösungsresistenz und der Hydrographie der tiefen Wasserschichten. Die Wiedergabe der lebenden Coccolithophoriden-Gemeinschaften durch die verarmten Taphozönosen ist daher stark verzerrt und wenig zuverlässig. *E. huxleyi* und *C. pelagicus* als die hauptsächlichen Coccolithen-Arten in den Sedimentgemeinschaften zeichnen sich aber sowohl durch unterschiedliche ökologische Präferenzen als auch durch unterschiedliche Lösungsresistenz aus. Dadurch wird auch in den artenarmen Coccolithen-Ansammlungen der Oberflächensedimente des Europäischen Nordmeeres die Hydrographie der verschiedenen Wassermassen recht gut abgebildet.

Literatur

BAUMANN, K.H. (1990): Veränderlichkeit der Coccolithophoridenflora des Europäischen Nordmeeres im Jungquartär.- Unveröff. Diss. Geol. Inst. Univ. Kiel, 1-146.

BRAARUD, T. (1979): The temperature range of the non-motile stage of *Coccolithus pelagicus* in the North Atlantic region.- J. Brit. Phycol. Soc., 14: 349-352.

BRAARUD, T. GAARDER, K.R. & NORDLI, O. (1958): Seasonal changes in the phytoplankton at various points off the Norwegian West Coast.- Rep. Norweg. Fish. Invest., 12 (3): 1-77.

CADEE, G.C. (1985): Macroaggregates of *Emiliania huxleyi* in sediment traps.- Mar. Ecol. Progr. Ser., 24: 193-196.

CARDER, K.L., STEWART, R.G. & BETZER, P.R. (1982): In-situ holographic measurements of the sizes and settling rates of oceanic particulates.- J. Geophys. Res. 87: 5681-5685.

DIETRICH, G. (1969): Atlas of the Hydrography of the Northern North Atlantic Ocean.- Conceil International pour l'Exploration de la Mer, Service Hydrographic, Charlottenlund Slot, Danmark: 1-140.

EIDE, K.L. (1987): Utbredelse av coccolither i resente og senkvartaere sedimenter i Norskehavet.- Cand. sci. thesis, Univ. Bergen, 1-96.

FÜTTERER, D. (1977): Die Feinfraktion (Silt) in marinen Sedimenten des ariden Klimabereichs: Quantitative Analysenmethoden, Herkunft und Verbreitung.- Habil.-Schr., Fachber. Math.-Nat., Univ. Kiel: 1-246.

GARD, G. (1988): Late Quaternary Calcareous Nannofossil Bio-chronology and Paleo-oceanography of Arctic and Subarctic Seas.- Medd. Stockh. Univ. Geol. Inst., 275: 1-45.

GEITZENAUER, K.R., ROCHE, M.B., McINTYRE, A. (1977): Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments.- in: RAMSEY, A.T.S. (ed.): Oceanic Micropaleontology, vol. 2: 973-1008, Academic Press, London, New York, San Francisco.

HALLDAL, P. (1953): Phytoplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948-49.- Norske Vidensk. Akad., Hvalrad. Skr., 38: 1-91,

HALLDAL, P. & MARKALI, J. (1955): Electron microscope studies on coccolithophorids from the Norwegian Sea, the Gulf Stream and the Mediterranean.- Avh. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, 1: 1-55.

HONJO, S. (1975): Dissolution of suspended coccoliths in the deep-sea water column and sedimentation of coccolith ooze.- in: SLITER, W.V., BE, A.W.H. & BERGER, W.H. (eds.): Dissolution of deep-sea carbonates, Cushman Found. Res., 13: 114-128.

HONJO, S. (1976): Coccoliths: production, transportation and sedimentation.- Mar. Micropaleontol., 1: 65-79.

HONJO, S. (1979): Material flux and models of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones.- J. Mar. Res., 43: 395-418.

HONJO, S. & OKADA, H. (1974): Community structure of coccolithophores in the photic layer of the mid-Pacific.- Micropal., 20: 209-230.

McINTYRE, A. & BE, A.W.H. (1967): Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean - I. Placoliths and Cyrtoliths.- Deep-Sea Res., 14: 561-597.

MILLIMAN, J.D. (1980): Coccolithophorid production and sedimentation, Rockall Bank.- Deep-Sea Res., 27A: 959-963.

NOJI, T. (1989): The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea.- Ber. SFB 313, Univ. Kiel, 17: 1-183.

OKADA, H. & McINTYRE, A. (1977): Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic Oceans.- *Micropal.*, 23 (1): 1-55.

OKADA, H. & McINTYRE, A. (1979): Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean.- *Mar. Biol.*, 54: 319-328.

PAASCHE, E. (1960): Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1954, related to hydrography and compared with primary production data.- *Fisk. Dir. Skr., Ser. Havundersökelse*, 12 (11): 1-77.

PAASCHE, E. (1968): The effect of temperature, light intensity, and photoperiod on coccolith formation.- *Limnol. Oceanogr.*, 13: 178-181.

PARKE, M. & ADAMS, I. (1960): The motile (*Crystallolithus hyalinus* GAARDER & MARKALI) and non-motile phases in the life of *Coccolithus pelagicus* (WALLICH) SCHILLER.- *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 39: 263-274.

RAMSFJELL, E. (1960): Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1952 and 1953.- *Fisk. Dir. Skr., Ser. Havundersökelse*, 12 (10): 1-39.

SAKSHAUG, E., MYKLESTAD, S., ANDRESEN, K., HEGSETH, E.N., JØRGENSEN, L. (1981): Phytoplankton off the Møre Coast in 1975-1976: distribution, species composition, chemical composition and conditions for growth.- in: SAETRE, R., MORK, M. (eds.): *The Norwegian Coastal Current*, vol. 2: 681-711, Univ. Bergen.

SAMTLEBEN, C. & BICKERT, T. (1990): Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea.- *Mar. Micropal.* (im Druck).

SCHRÖDER, A. (1990): Zu Vorkommen und Sedimentation von Coccolithophoriden im Europäischen Nordmeer.- *Dipl.-Arbeit Teil II*, Univ. Kiel, 1-72.

SMAYDA, J. (1958): Phytoplankton studies around Jan Mayen Island, march-april, 1955.- *Nytt. Mag. Bot.*, 6: 75-119.

SMAYDA, T.J. (1971): Normal and accelerated sinking of phytoplankton in the sea.- *Mar. Geol.*, 11: 105-122.

SWIFT, J.H. (1986): The Arctic waters.- in: HURDLE, B.G. (Hrsg.): *The Nordic Seas*: 129-153, Springer New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo.

Die Schwerpunkte der Arbeiten des Teilprojekts A 2 liegen in der zweiten Förderungsperiode bei der Untersuchung von Gebieten hoher Sedimentakkumulation und bei der Frage der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief in der Tiefsee ("Topographie-Steuerung" Sedimentation). In beiden thematischen Bereichen sollten Fallbeispiele sedimenttransportrelevanter Sedimentation in tieferen Wasser (Tiefseesedimente) als typisch für das Europäische Nordsee-Becken angesehen werden können, wobei auch die Frage der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief in der Tiefsee ("Topographie-Steuerung" Sedimentation) im Vordergrund steht.

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

TEILPROJEKT A2

THEMA: BODENNAHER PARTIKELTRANSPORT UND SEDIMENTVERTEILUNG

Bei der Untersuchung der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief stehen vor allem die Fälle im Vordergrund des Interesses, wo unterschiedliche Sedimentationsbedingungen erzeugt werden. Durch die Sedimentation in der Tiefsee (Tiefseesedimente) als typisch für das Europäische Nordsee-Becken angesehen werden können, wobei auch die Frage der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief in der Tiefsee ("Topographie-Steuerung" Sedimentation) im Vordergrund steht.

ent to aerobically... 1975-76

method of... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

THEMA BODENNAHER PARTIKELTRANSPORT UND
SEDIMENTVERTEILUNG

... 1975-76

... 1975-76

... 1975-76

TÄTIGKEITSBERICHT 1988-1990 DES TEILPROJEKTES A2

Die Schwerpunkte der Arbeiten des Teilprojekts A 2 lagen in der zweiten Förderungsperiode bei der Untersuchung von Gebieten hoher Sedimentakkumulation und bei der Frage der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief in der Tiefsee ("Topographie-gesteuerte" Sedimentation). In beiden thematischen Bereichen sollten Fallbeispiele advektiven Sedimenttransports im tieferen Wasser (>1000 m) untersucht werden, die für die Art der zugrundeliegenden Prozesse als typisch für das Europäische Nordmeer angesehen werden können. Turbidite und Massenbewegungen als "von außen" gesteuerte Fälle der Sedimentadvektion sollten dabei ausgeklammert werden, wenn auch, wie sich besonders am Fallbeispiel Barentsseehang zeigt, hier nicht immer eine scharfe Trennlinie gezogen werden kann. Das Auffinden der Fallbeispiele ging dabei immer von der "sedimentechographischen" Morphologie aus.

Bei der Wechselwirkung zwischen Strömung und Relief stehen vor allem die Fälle im Vordergrund des Interesses, wo unterschiedliche Sedimentmächtigkeiten erzeugt werden. Durch die detaillierte sedimentologische Untersuchung solcher Fälle sollte sich zeigen, welche sonstigen Effekte auf die hydrodynamischen Prozesse (Korngrößensortierung, Festigkeit, Bioturbation usw.) zurückzuführen sind. Durch die Untersuchung der Biologie des Benthos in den gleichen Gebieten (TP A3) sollte sich zeigen, welchen Einfluß diese Transporteffekte auf die Besiedlung haben.

Bei den Hochakkumulationsgebieten am Kontinentalhang werden hangnormale Transportprozesse als Ursache vermutet. Alle diese Sedimentationsprozesse, durch die sich lateraler Wassermassentransport am Meeresboden unterhalb des warmen Atlantikwassers (Norwegenstrom) geologisch dokumentiert, werden als bedeutsam angesehen, weil sie

- ozeanographische Vorstellungen über den Beitrag von auf dem Schelf gebildetem Tiefwasser zur Gesamtmenge des im Europäischen Nordmeer gebildeten Tiefwassers modifizieren können;
- durch die damit verbundenen außergewöhnlich hohen Akkumulationsraten zeitlich hochauflösende Informationen über die dahinter verborgenen ursächlichen Zusammenhänge der Paläoozeanographie erwartet werden können;
- im Zusammenhang mit dem hangabwärts gerichteten Sedimenttransport auch Folgen für die benthische Besiedlung zu erwarten sind. (Anzeichen dafür wurden bereits beobachtet).

Im einzelnen wurden folgende Gebiete untersucht (Numerierung wie Karte Abb. 1):

1) Vöringplateau. Aus dem Gebiet um die SFB-"Zentralstation" (vgl. TP A1, A3), das morphologisch durch eine rückenartige Erhebung gekennzeichnet ist, lagen bereits vor der Förderungsphase einige Ergebnisse vor. Mächtigkeitsdifferenzierungen an dem Rücken, die nicht nur im Holozän, sondern auch in älteren Abschnitten stattfanden, wurden in der laufenden Förderungsphase nach ihren Beziehungen zur Sediment- und Korngrößenverteilung untersucht. Die hierbei zu erwartende Verknüpfung unterschiedlicher Sedimentakkumulation auch mit unterschiedlicher Nahrungszufuhr am Boden führte zu Zusammenarbeit mit TP A 3 (s. Jensen et al., dieser Band). Auch für diese Problematik wurden auf der METEOR-Reise Nr. 7/4 zur Weiterführung wesentliches Material (u. a. ein 9 m langer Kastenlotkern) gewonnen. (J. Rumohr).

2) Innerer Kontinentalhang Vöringplateau (vor Gamlembanken). Die Untersuchung der holozänen Sedimentverteilung ist abgeschlossen (J. Rumohr, vgl. Mskr. dieser Band). Die Bearbeitung ähnlicher Hochakkumulationsereignisse in den älteren postglazialen Horizonten nachweisen lassen, wurde von F. Blaume übernommen. (vgl. Mskr., dieser Band). Zusätzlich zu den von früheren POSEIDON-Fahrten stammenden Daten konnten hierzu auf der POSEIDON-Fahrt 146 (1988) mit einer weiteren 3,5-kHz-Vermessung und gezielter

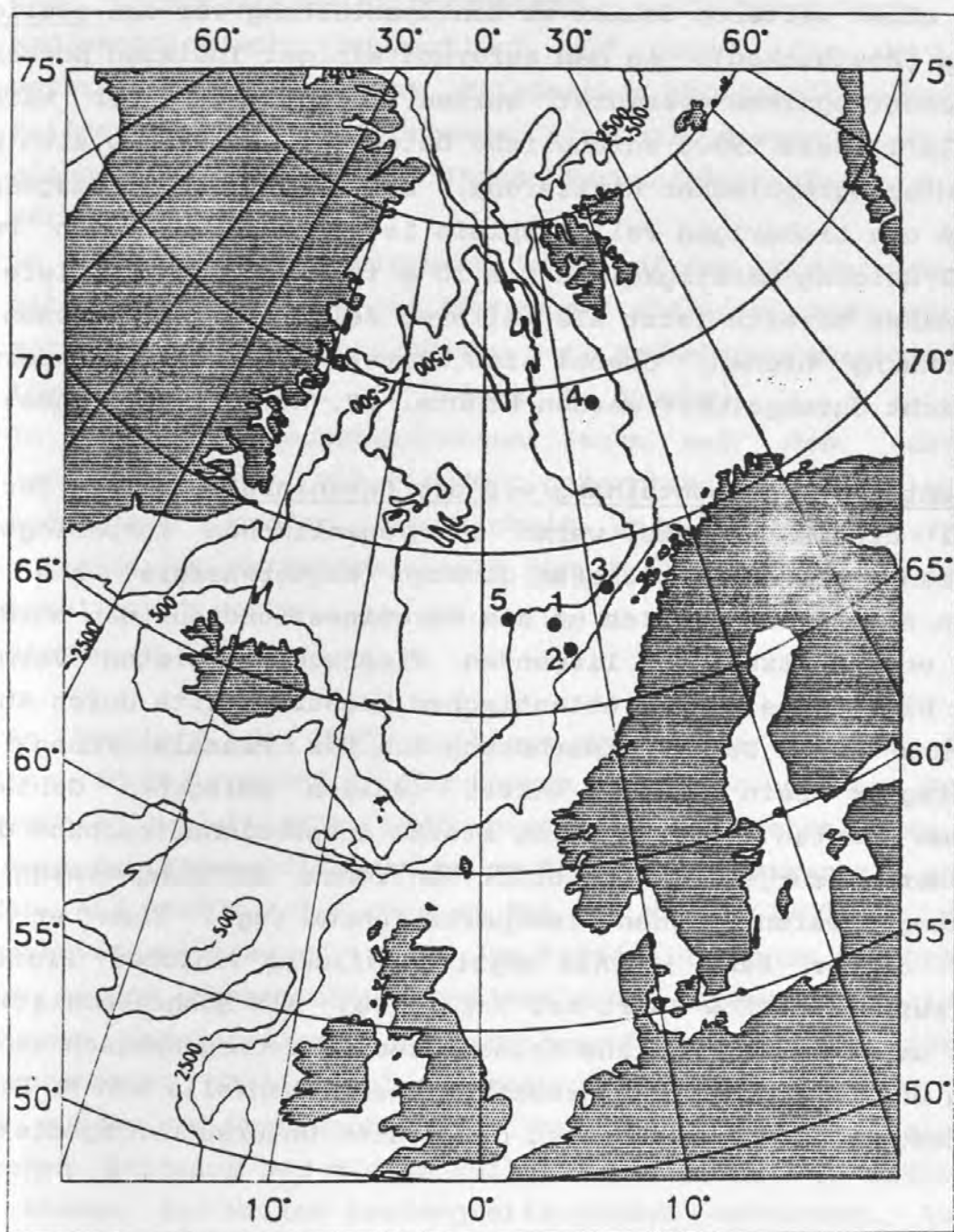


Abb. 1. Lage der Untersuchungsgebiete des Teilprojekts A 2 mit intensiven Detailvermessungen und Beprobungen.

Kernentnahme (METEOR 7/4, 9 m Kastenlotkern) das erforderliche Material gewonnen werden. (F. Blaume, J. Rumohr).

3) Von einem weiteren Gebiet am Kontinentalhang vor den südlichen Lofoten (Röstbanken), in dem aufgrund einiger Indizien Hochakkumulationsereignisse vermutet wurden, liegen von der METEOR-Fahrt 13/1 (Juli 1990) anfängliche Daten vor. Es zeigte sich nach sedimentechographischer Kartierung, daß dieses Gebiet ausgedehnter als die bisherigen Fallbeispiele ist, mit geschätzten Postglazial/Holozän-Mächtigkeiten bis 10 m in >1300 m Wassertiefe. Es kann daher bereits jetzt als weiteres Beispiel im großräumigen Zusammenhang dienen, obwohl eine intensive Bearbeitung derzeit noch nicht durchgeführt werden konnte. (J. Rumohr, F. Blaume).

4) Barentssee-Kontinentalhang vor der Bäreninsel. Leitend für die Auswahl dieses Gebiets waren im wesentlichen morphologische Kriterien, die das Abfließen dichten "Winterwassers" aus dem flachen Polarfront-Bereich um die Bäreninsel und aus den nördlich davon vor Spitzbergen liegenden Flachwassergebieten vermuten ließ. Die Dichtezunahme atlantischen Wassers sollte durch Abkühlung und durch Salinitätserhöhung bei der Meereisbildung noch ausgeprägter sein als in weiter südlich gelegenen Gebieten. Außerdem konnten möglicherweise starke Suspensionseinschübe durch Gletscher- "surges" zu Turbidit-ähnlichen Strömungsereignissen des hangnormalen Sedimenttransports führen (vgl. Yoon et al., Mskr., dieser Band¹⁾). Als mögliche Bildung solcher Prozesse wurde auf der METEOR-Fahrt Nr. 7/2 (1988) ein Hochakkumulationsgebiet am mittleren Kontinentalhang sedimentechographisch nachgewiesen und beprobt. Die Bearbeitung wurde ebenfalls von F. Blaume übernommen, als Gegenstück zu dem ersten Untersuchungsgebiet am

1) Diese Arbeit ist in ihrer letzten Phase in Korea und deshalb nicht in enger Zusammenarbeit mit dem SFB entstanden, die Korrespondenz zur nötigen Abstimmung mit den neueren Ergebnissen des SFB ist jedoch im Gange.

Vöringplateau-Hang. Die METEOR-Reise Nr. 13/1 bot Gelegenheit, diese Arbeiten am Barentssee-Hang fortzusetzen. Danach konnten

- die Hochakkumulationsgebiete bathymetrisch und sedimentologisch auskartiert und gegen die dort weit verbreiteten Rutsch- bzw. Fließmassen abgegrenzt werden;
- Fließmassen mit dem Hydrosweep eindeutig geographisch gegeneinander abgegrenzt und ihren Herkunftsgebieten zugeordnet werden;
- in einer gletschergeformten Senke auf dem Barentssee-Schelf mit von dort gekernten homogenen siltigen Sedimenten die mutmaßlichen Herkunftsgebiete der Hochakkumulationssedimente lokalisiert werden. (F. Blaume, J. Rumohr).
- in einer gletschergeformten Senke auf dem nördlichen Barentssee-Schelf mit von dort gekernten homogenen, siltigen Sedimenten großer Mächtigkeit und jungen Alters die mutmaßlichen Herkunftsgebiete der Hochakkumulationssedimente lokalisiert werden.

(F. Blaume, J. Rumohr).

5) Am Westhang des Vöringplateaus wurden die bereits in der letzten Förderungsperiode begonnenen Untersuchungen im Verbreitungsgebiet symmetrischer Sedimentwellen fortgesetzt. Dazu konnte auf zwei Schiffsexpeditionen neues Beobachtungsmaterial gewonnen werden. Auf METEOR 7/3 wurden am Fuß des Hangs (2800-2600 m W.T.) weitere Vermessungsprofile mit dem Tiefschleppsonar gefahren, vor allem um die beobachteten oberflächlichen Lineationen (als Verwerfungen interpretiert) weiter auszukartieren und für eine Interpretation statistisch ausreichendes Material zu erhalten. Dazu wurden zur Untersuchung der Frage nach der Wechselwirkung zwischen Strömung und diesem Relief gezielt aus den Trögen bzw. den Kämmen der Wellen Kastengreiferproben entnommen. Auf der Fahrt VALDIVIA 7/89 konnten die Tiefschleppsonar-Vermessungen auf die anschließenden flacheren Hangbereiche ausgedehnt werden. Eine bisher wegen Ausfall des Hydrosweeps auf der METEOR-Reise 7/3 nicht erfolgte flächenbathymetrische Vermessung, durch welche die

für die Interpretation so wichtigen Streichrichtungen des Reliefs ermittelt werden sollten, soll auf der METEOR-Reise 13/2 (August 1990) nachgeholt werden. Es muß jedoch zu diesen Arbeiten betont werden, daß sie wegen dem relativ hohen Zeitbedarf für die Tiefschleppvermessung (Schleppgeschwindigkeit ca. 3 Knoten, Kurswechsel ca. 4 Stunden) nur in ausgewählten, relativ kleinen Gebieten angesetzt werden können. Für die Verwirklichung der ursprünglichen Pläne stand bei weitem nicht die erforderliche Schiffszeit zur Verfügung, Ein Transponder-Navigationssystem für eine "Box"-Vermessung, also einem Vermessungsnetz mit ständig wechselnden Profilrichtungen, stand ebenfalls nicht zur Verfügung. Statt 10 bis 20 konnten bei dieser Reise nur 4 gezielte Kastengreiferproben erhalten werden. Es gelang dabei jedoch, die gezielte "Berg- und Tal"-Beprobung in dem kleinräumigen Relief (Höhenunterschiede wenige Meter, Kamm-zu-Kamm-Distanz einige 100 m) mit Hilfe des über dem Gerät befindlichen Pingers zuverlässig vorzunehmen. (F. Werner, P. Kaufhold, G. Unsöld).

Sonstige Arbeiten, Entwicklungen und Probleme

1) Bodenstrommessungen. Durch nicht vorhergesehene technische Probleme bei den geplanten Langzeitmessungen der Bodenströmungen im Rahmen der Untersuchungen der Hochakkumulationsgebiete ist es leider zu Geräteverlusten gekommen. Die über die Wintersaison am Hang oberhalb vom Hochakkumulationsgebiet ausgelegte Verankerung konnte nicht geborgen werden, was nicht nur den Verlust des Geräts, sondern auch wertvoller wissenschaftlicher Information bedeutet. Eine Fortsetzung der Arbeiten mit Hilfe einer Ersatzbeschaffung war wegen fehlender Finanzierungsmöglichkeiten in dieser Förderungsphase nicht möglich. Ein neu bewilligter, akustischer Profilstrommesser wurde inzwischen beschafft, vor einem Einsatz muß jedoch noch eine Testphase durchgeführt werden. (J. Rumohr, F. Blaume).

2) Die Komponentenanalyse von Korngrößenverteilungen konnte für den Feinkornbereich an Tiefseeproben nicht wie im Arbeitsplan vorgesehen durchgeführt werden. Es hat sich gezeigt, daß das

Datenmaterial entweder zu monoton verteilte Kornverteilungen beinhaltete, oder nicht in ausreichender Menge in Form der für eine solche Analyse notwendigen engen Korngrößenintervalle zur Verfügung stand. Da gerade bei den hier erforderlichen engen Korngrößenschritten der Laboraufwand sehr stark ansteigt (1/3 Phi-Schritte sind ausgeführt worden!), entstanden besonders im Laborbereich Engpässe, die auch nicht mit Hilfe der Grundausrüstung überwunden werden konnten. Immerhin konnte die Methode jedoch für Grobsedimentproben auf dem Schelf angewandt werden (vgl. Mskr. Werner, Kachholz & Unsöld, dieser Band).

Demgegenüber stand auf der Seite der Rechenprogramme zur Komponentenanalyse der Bedarf, das bisher bereits hochentwickelte Rüstzeug noch zu verfeinern und vor allem einschließlich der notwendigen theoretischen Erläuterungen der zugrundeliegenden Mathematik so zu dokumentieren, daß das Programmpaket für die Zukunft allgemein zur Verfügung steht. Es wurde deshalb als sinnvoll angesehen, die hierfür erforderlichen Arbeiten in den Vordergrund zu stellen und eine Publikation vorzubereiten. Sie können voraussichtlich zum Jahresende zum Abschluß gebracht werden. (K.-D. Kachholz, s. a. Mskr., dieser Band).

4) Die Arbeiten zur radiographischen Bildanalyse wurden mit der Dissertation Heinrichs zu einem vorläufigen Abschluß gebracht. Die Fertigstellung der Dissertation ist für Herbst d. J. vorgesehen. Es wurde über das in der Dissertation verarbeitete regionale Probenmaterial des SFB hinaus weitere, aktuelle Proben zur Bearbeitung vorgesehen und dadurch die Verbindung zur sedimentologischen Gruppe weitergeführt. Dabei wird die ursprüngliche Absicht weiterverfolgt, die einschlägige Methodik auch nach Weggang von J.P. Heinrichs für die Gruppe verfügbar zu halten. Inwieweit dies möglich sein wird, ist allerdings zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht zu übersehen. Die Zusammenarbeit ist jedenfalls durch zwischenzeitlich anderweitige berufliche Tätigkeit von Herrn Heinrichs erschwert.

(J.P. Heinrichs, K. Wolschendorf, F. Werner).

5) Tiefschleppsonar. Das Tiefschleppsystem wurde durch Investitionen (Hard- und Software, Bandgerät) so weiterentwickelt, daß die peripheren Sensordaten (Kurs, Tiefe, Geschwindigkeit) fortlaufend registriert und in beliebigen Modes gedruckt und geplottet werden können. Die Bandaufnahme ist im Playback allerdings noch nicht befriedigend gelöst, hier sind weitere Arbeiten erforderlich. Durch ein neu entwickeltes Aufhängesystem ist es gelungen, den Sonarfisch soweit von den Schiffsbewegungen zu entkoppeln, daß, beginnend mit der METEOR-Expedition 7, ausgeglichene sonographische Aufnahmen erzeugt werden, in denen keine störenden Seegangsbewegungen mehr enthalten sind. (F. Werner, H. Beese).

6) Korngrößenanalyse (Feinkornbereich). Die im Bereich der Arbeiten an den Hochakkumulationszonen als zentrale Methode stehenden Korngrößenanalysen im Silt-Ton-Bereich wurden bis zu Beginn der neuen Förderungsphase mit einem speziell weiterentwickelten Atterberg-Verfahren ausgeführt. Dies wurde gewählt, weil sich damit die größte Zuverlässigkeit, Genauigkeit und Artefakt-Freiheit im Rahmen der gängigen Verfahren (incl. Sedigraph, Coulter-Counter etc.) ergeben hatte. Eine Vergleichbarkeit der Analysenwerte von Gebiet zu Gebiet und Bearbeiter zu Bearbeiter mußte gewährleistet sein. Die geplante Optimierung der Pipette-Methode (u. a. größerlumige Rohre) wurde zur Serienreife gebracht. Seit etwa einem Jahr ist sie im Korngrößenlabor des SFB voll verfügbar. (J. Rumohr).

7) Sand-Sedimentations-Separator. Für Arbeiten über die hydrodynamischen Eigenschaften von Sediment im Sand- bis Grobsiltbereich steht nunmehr das integrierte Gerätesystem Sedimentationswaage und Sand-Sedimentation-Separator (SSS) zur Verfügung. In Zusammenarbeit mit Teilprojekt B2 konnte die Entwicklung des SSS (TM der Firma Granometry, Neckargemünd) bis zur Verwendung bei serienmäßigen Untersuchungen gebracht werden. Über Aufbau und

Einsatz des Systems berichtet Oehmig (Mskr., dieser Band).
(R.Oehmig, G. Unsöld, K.-D. Kachholz).

8) Datenbank. Im Teilprojekt A 2 sind, ähnlich wie auch in einigen anderen Teilprojekten, seit Beginn seiner Tätigkeiten umfangreiche Daten über diverse Sedimentparameter, Profilvermessungen usw. angefallen. Es wurden im vergangenen Jahr erhebliche Anstrengungen unternommen, die Daten nach Gesichtspunkten moderner Datenverarbeitung zu sammeln und zu archivieren, so daß sie jederzeit für die unterschiedlichsten Anwendungen und Darstellungen, wie Korrelations-Plots, Tabellen, Karten usw. am PC verfügbar gemacht werden können. Diese Arbeiten sind zwar noch nicht abgeschlossen, jedoch bedeuten die jetzigen Möglichkeiten dem Teilprojekt bereits eine große Erleichterung. Schon das Plotten von Sedimentproben in beliebiger Auswahl und beliebigen Kartenausschnitten mit Gradnetz etc. bedeutet i. a. keine Schwierigkeit mehr. Die Arbeiten sollen so weitergeführt werden, daß auch ein Austausch zwischen Teilprojekten und Instituten (Geomar, GPI) jederzeit möglich ist. (F. Blaume, J. Rumohr).



Postglaziale Hochakkumulationszentren am Kontinentalhang der Norwegischen See: Vergleich Barentsseehang und Gebiet 67° Nord

Frank Blaume

Bei der Untersuchung der Sedimentverteilung am Norwegischen Kontinentalhang sind bis jetzt in drei Gebieten extrem hohe Sedimentakkumulationen mit kontinuierlicher, ungestörter Sedimentation in den jüngsten Abschnitten des Quartärs festgestellt worden: vor dem Vöringplateau (Gebiet 2), vor der Bäreninsel (Gebiet 4) und vor den südlichen Lofoten (Gebiet 3; s. Abb. 1 in Werner, Übersicht TP A 2, dieser Bd.). Die Gebiete 2 und 4 sind bis jetzt eingehender sedimentologisch untersucht worden.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich besonders mit den Verhältnissen seit dem ausgehenden Glazial und in der postglazialen Periode. Die durchgeführte Sauerstoff-Isotopenstratigraphie in beiden Gebieten führte zu dem Versuch, die sedimentologischen Befunde chronologisch aufzuschlüsseln und die sedimentären Ereignisse in stratigraphisch hoher Auflösung einzelnen Zeitabschnitten zuzuordnen. Dabei zeigt sich, daß sich in Gebiet 2 die sedimentechographisch auskartierte und durch Sauerstoff-Isotopenstratigraphie belegte Verbreitung mit hoher Mächtigkeit im Spät- und Postglazial gegen die Verbreitung des holozänen Sedimentpakets mit einer Überlappung im zentralen Bereich deutlich absetzt. In Gebiet 4 liegt eine mächtige Warvensequenz im Postglazial vor, die auf verstärkte Schmelzwasser-Einschübe hindeutet. Zum Teil dürfte dies zu Turbidit-ähnlichen Prozessen geführt haben. Diese sind vermutlich auf Gletscher-"surges" in Süd-Spitzbergen (hauptsächlich Austland) zurückzuführen. Im Gegensatz dazu liegen solche Ereignisse im Gebiet 2 (auch im Postglazial) nicht vor.

Kartierung und Beprobung

Gebiet 2

Im Gebiet 2 am inneren Vöringplateau-Hang in ca. 900-1100 m Wassertiefe wurde die von Rumohr (in prep., s. Ms. dieser Band) durchgeführte, detaillierte Auskartierung der holozänen Hochakkumulationszone für die Verbreitung der spät- und postglazialen Sedimente ausgedehnt und ergänzt. Dabei zeigte sich, daß sich im Echogramm mehrere transparente Lagen voneinander abtrennen lassen, die je ihre eigene Mächtigkeitsverteilung aufweisen. Die obere Lage umfaßt das Holozän einschließlich des darunter liegenden, IRD-freien postglazialen Abschnitts (s. Rumohr, dieser Band). Der zugehörige Reflektor an der Grenze wird nach den Kernbefunden einer sandreichen Lage zugeordnet (vgl. Abb. 1). Für die Verbreitung des unteren (präholozänen) Abschnitts ist charakteristisch, daß sie zerlappt und fleckig ist (möglicherweise durch Zusedimentieren kleiner Senken in einem durch glaziale Vorgänge hinterlassenen rauen Relief) sowie in Ausdehnung und Mächtigkeit größer als der obere (s. a. Tab. 1).

Gebiet 4

Vom Barentssee-Hang lagen bis zum Stand Sommer 90 im wesentlichen lediglich die Daten einer ersten Übersichtsvermessung mit 3,5 kHz-Sediment-Echolot der METER-Reise Nr. 7 vor. Auf der METEOR-Reise 13 /Sommer 1990) konnten diese Daten wesentlich vervollständigt werden (s. Werner, Übers. TP A2, ds. Bd.).

Um die räumliche Verteilung der sedimentologischen Parameter zu erfassen, wurden in Gebiet 2 auf mehreren Ausfahrten ein engmaschiges 3,5 kHz-Profilnetz gefahren und gezielt nach den Mächtigkeiten im Sedimentechogramm zahlreiche Kastengreiferproben, Kastenlot- und Schwerelotkerne gewonnen.

Sauerstoff-Isotopenstratigraphie

Im Gebiet 2 wurden bisher für die chronostratigraphische Eichung der sedimentechographischen Einheiten Sauerstoff-Isotopenbestimmungen an 3 langen Kernen in engen Tiefenintervallen (i.a. 4-8 cm, in Bereichen starker Gradienten sogar alle 2 cm) durchgeführt. In den ersten beiden Kernen (GIK Nr. 16343, vgl. Rumohr, dieser Band, u. GIK Nr. 23312-1) wurde die obere Einheit aufgelöst, während der dritte (GIK Nr. 23331-1) mit einer teilweisen Überlappung zum vorigen Kern, die Serie nach unten bis zum Isotopenstadium 2 ergänzte (Abb. 2). Zusammengestzt führte dies zu einem Standardprofil des Hochakkumulationsgebiets (Abb. 3), das in seiner stratigraphischen Auflösung im Arbeitsgebiet des SFB 313 bisher ohne Beispiel ist (900 cm Sedimente des Holozäns und des Bereichs der Termination 1). Um die im Überlappungsbereich vorhandenen Maximalmächtigkeiten zu kernen, wäre eine Kernlänge von 18 m erforderlich. Ein erster Versuch einer Gliederung nach den kontinentalen Chronozonen mit zugehörigen linearen Sedimentationsraten in Abb. 4 vorgestellt.

Es ist zu erwarten, daß aufgrund der Ereignisgliederung des Standardprofils die verschiedenen sedimentologischen Horizonte im weiteren Gebiet des Vöringplateaus chronostratigraphisch eingeordnet werden können.

Im Gebiet 4 wurde an dem Pilotkern 23258-2 eine ähnlich detaillierte Sauerstoff-Isotopenbestimmung durchgeführt (s. auch M. Hahn, TP B 2, dieser Band), wobei sich hierbei die Vermutung einer jungen Hochakkumulation nach dem Konzept des Teilprojekts A2 als zutreffend erwies und die Auskartierung des Hochakkumulationsgebiets in Angriff genommen werden konnte.

Sedimentgefüge

Das Holozän präsentiert sich stets recht einheitlich mit intensiver, sehr charakteristischer Bioturbation (kleinskalige Gangsysteme, s. a. Jensen et al., dieser Band), und zwar in Gebiet 4 ähnlich wie in Gebiet 2. Schichtung ist weitestgehend unterdrückt. In Gebiet 4 ist sporadisch auch Eisdriftmaterial zu beobachten.

Im Präholozän dgegen unterscheiden sich die beiden Gebiete drastisch voneinander (s. Tab. 1). Während in Gebiet A das Gesamtbild ähnlich dem des holozänen Sediments ist, mit ebenfalls

intensiver Bioturbation - es ist lediglich mäßige Dropstone-Einstreuung vorhanden - , liegt in Gebiet B eine meist gut erhaltene Warvenschichtung mit reichlich Eisdriftmaterial vor. Der Kern GIK NR. 23257 vom Kontinentalfuß weist ebenfalls Warvenschichtung auf. Sie ist über den größten Teil dieses Profils Kerns entwickelt, enthält jedoch im Gegensatz zu dem Kern vom oberen Hang größere eisdrittfreie Abschnitte. Die Beobachtungen weisen jedenfalls darauf hin, daß kräftige hangnormale Transportprozesse bis zum Hangfuß herabreichen, wobei es für die genannten Unterschiede eine Vielzahl von Deutungsmöglichkeiten gibt, die noch weiterer Daten und Diskussionen bedürfen.

Tab. 1. Vergleichende Übersicht sedimentologischer Merkmale der Hochakkumulationsgebiete 2 und 4B. Die Daten beziehen sich nur auf bis jetzt bearbeitete Kerne und können sich folglich noch ändern.

Merkmal	Gebiet 2 (Hang VP)	Gebiet 4 (Bäreninsel)
Sedim.-Rate Holozän	bis 65 cm/ka	max. 25 cm/ka
" Postglazial	bis ca. 150 cm/ka	bis ca. 50 cm/ka
Sedimentgefüge Hol.	intensiv bioturbat	intensiv bioturbat
Sedimentgefüge PG	intensiv bioturbat	Warven/bioturbat
Diatomeen-Event PG	stark ausgeprägt	deutlich
Sedim.-Verteilung:		
a) Holozän	kleinräumig, kompakt	weiträumig, differenziert
b) Postglazial	größer, differenziert	ziert wie Holozän

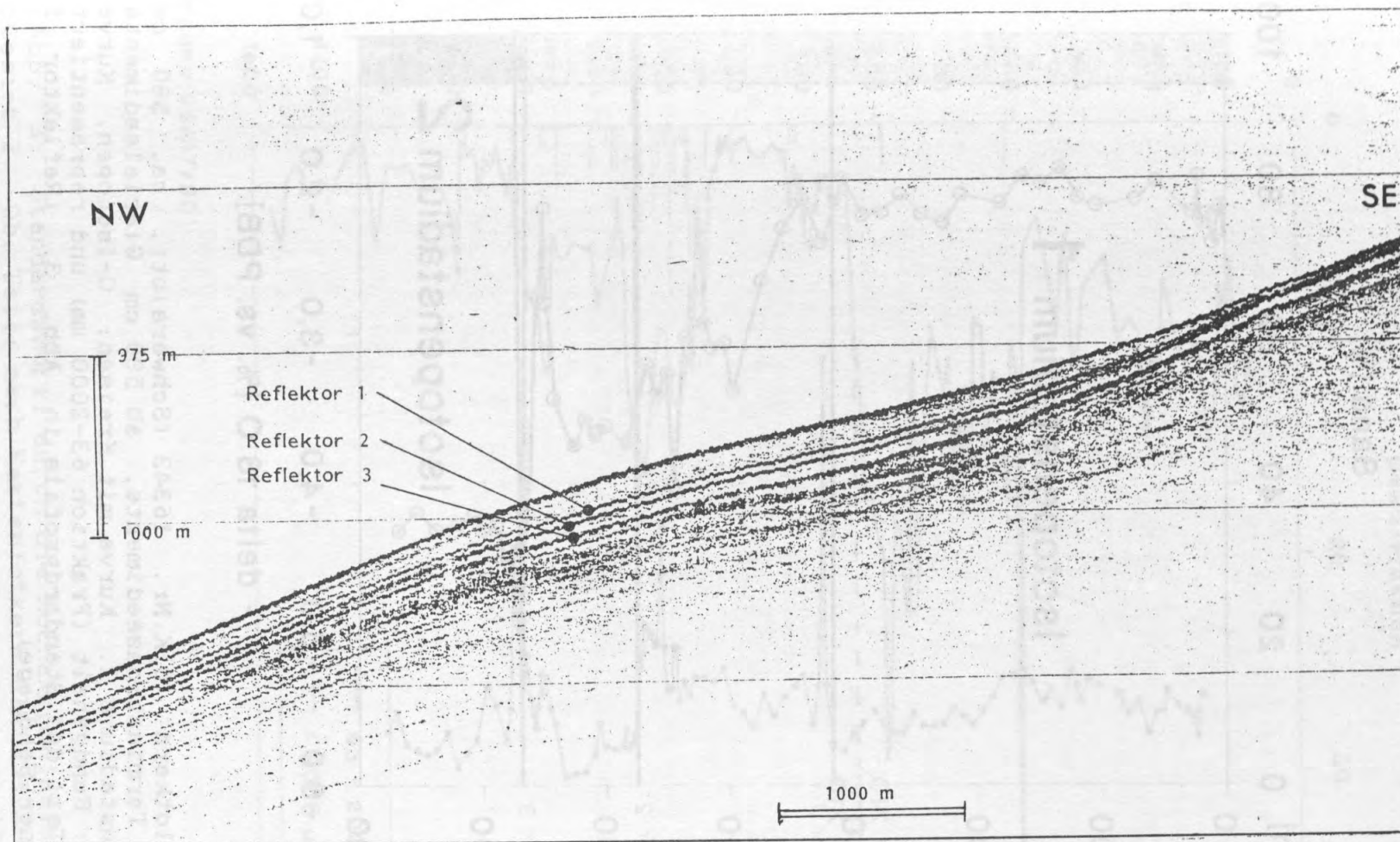


Abb. 1. 3,5 kHz-Sedimentechogramm: hangnormales Profil durch die Hochakkumulationszone im Gebiet 2. Obere Einheit: Sedimentoberfläche bis Reflektor 1 entspricht dem Holozän plus IRD-freiem Anteil der Termination Ib. Untere Einheit: ab Reflektor 1 bis 3, entspricht IRD-haltigem Anteil der Termination Ib plus Jüngere Dryas plus Termination Ia.

GIK 16343-1

SL 8,5 m , Wassertiefe 1043 m

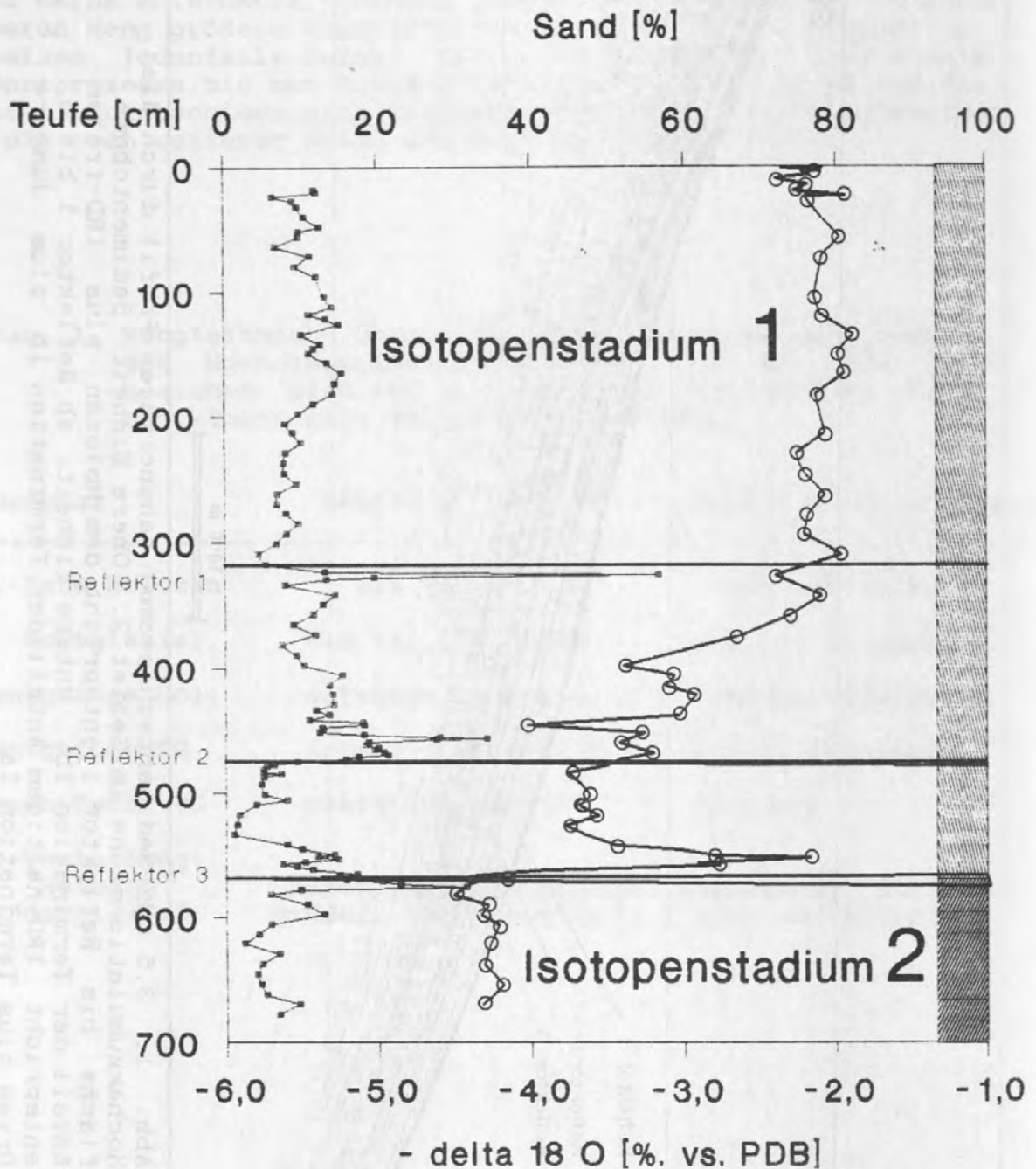
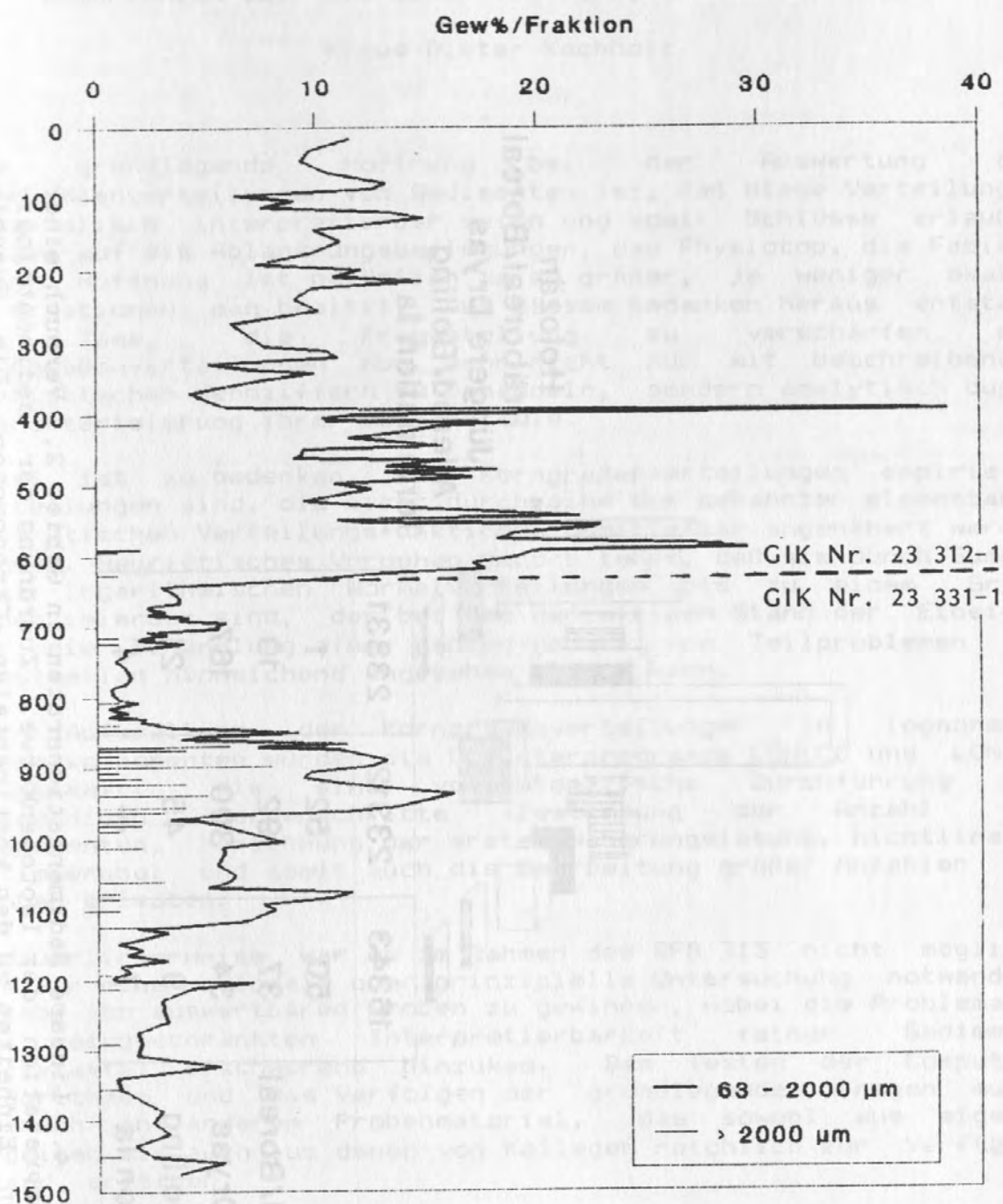


Abb. 2. "Pilotkern" GIK Nr. 16343 (Schwerelot), ca. 580 cm Holozän plus Terminationssedimente, ab 580 cm Glazialsedimente des O-Isotopenstadiums 2. Kurve mit Kreisen: O-Isotopen, Kurve mit Quadraten: Sandgehalt (Fraktion 63-2000 μm) und repräsentiert den oberen Teil des Standardprofils in Abb. 3. (Reflektor 1 entspricht einer Sandlage)

Standard-Profil - S A N D

Hochakkumulationsgebiet Kontinentalhang



Blaume 05/07/90

Abb. 3. Standardprofil durch die Hochakkumulationssedimente in Gebiet 2. Ob. Teil: nach Kastenlotkern GIK 23312-1, Holozän plus Termination Ib. Unt. Teil: nach Kastenlotkern 23331-1: Termination Ib, Jüngere Dryas, Termination Ia und O-Isotopenstadium 2.

Lineare Sedimentationsraten [cm/ka]

GIK-Kerne 16343, 23312, 23331

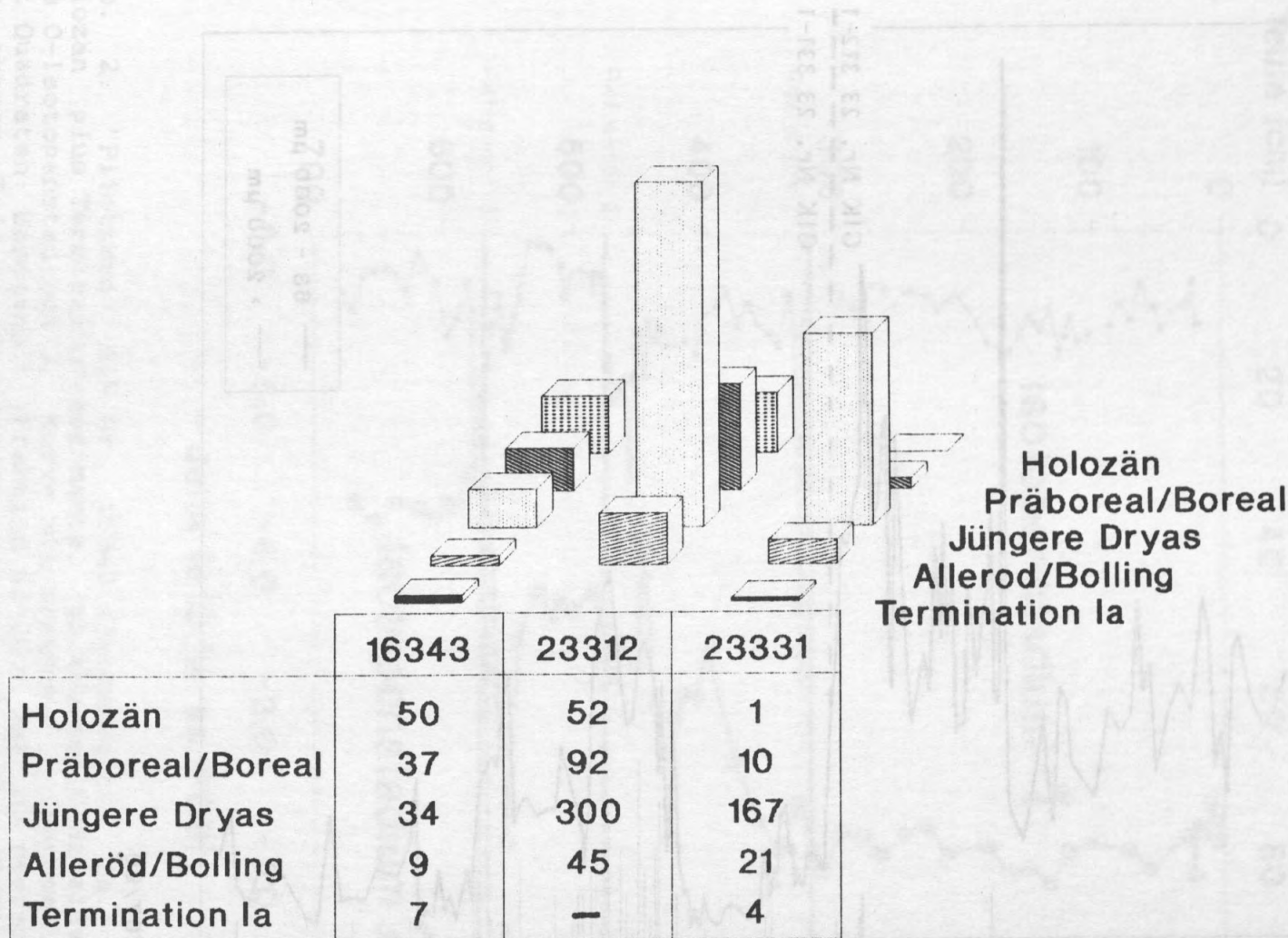


Abb. 4. Lineare Sedimentationsraten in Gebiet 2. Versuch einer Interpretation der Isotopenkurve. Zuordnung der sedimentologischen Einheiten zu den kontinentalen Chronozonen. Die Graphik veranschaulicht die extremen Sedimentationsraten, die ihren Spitzenwert in der kurzen Phase der Jüngeren Dryas (10 800 - 10200 J.v.h.) erreichen.

Bemerkungen über die Natur von Korngrößenverteilungen.

Klaus-Dieter Kachholz

Die grundlegende Hoffnung bei der Auswertung der Korngrößenverteilungen von Sedimenten ist, daß diese Verteilungen physikalisch interpretierbar seien und somit Schlüsse erlauben würden auf die Ablagerungsbedingungen, das Physiotope, die Fazies. Diese Hoffnung ist natürlich um so größer, je weniger exakte Informationen man besitzt. Aus diesem Gedanken heraus entstand die Idee, die Fragestellung zu verschärfen und Korngrößenverteilungen nun mehr nicht nur mit beschreibenden statistischen Kennziffern zu behandeln, sondern analytisch durch Charakterisierung ihrer Bestandteile.

Dabei ist zu bedenken, daß Korngrößenverteilungen empirische Verteilungen sind, die nicht durch eine der bekannten elementaren theoretischen Verteilungsfunktionen unmittelbar angenähert werden können. Heuristisches Vorgehen jedoch lehrt, daß sie durch Summen von logarithmischen Normalverteilungen bis zu einem Grade approximierbar sind, der bei dem derzeitigen Stand der Einsicht für die Behandlung einer ganzen Anzahl von Teilproblemen als einstweilen hinreichend angesehen werden kann.

Zur Aufspaltung der Korngrößenverteilungen in lognormale Einzelkomponenten wurden die Computerprogramme LONOCO und LONOPT entwickelt, die eine vollautomatische Durchführung der notwendigen Rechenschritte (Bestimmung der Anzahl der Komponenten, Berechnung der ersten Näherungslösung, nichtlineare Optimierung) und somit auch die Bearbeitung großer Anzahlen von Proben erlauben.

Bedauerlicherweise war es im Rahmen des SFB 313 nicht möglich, die für eine regionale oder prinzipielle Untersuchung notwendige Anzahl von auswertbaren Proben zu gewinnen, wobei die Problematik der eingeschränkten Interpretierbarkeit feiner Sedimente (Artefakte) erschwerend hinzukam. Das Testen der Computer-Algorithmen und das Verfolgen der grundlegenden Fragen mußte demnach an anderem Probenmaterial, das sowohl aus eigenen Arbeiten als auch aus denen von Kollegen reichlich zur Verfügung stand, erfolgen.

Dabei zeigte sich zum einen, daß - rein von der Güte der Approximation her gesehen - bei entsprechender Sorgfalt hervorragende Ergebnisse erzielt werden können, auf der anderen Seite jedoch auch, daß die Problematik außerordentlich verwickelt ist. Eine qualitative Aussage wie "Strandsedimente enthalten grobe Beimengungen" ist einfacher zu treffen als eine quantitative Interpretation dieser groben Komponente. Weiterhin ist es zwar in vielen Fällen möglich, eine Beziehung zwischen der Komponente mit dem größten Gewichtsanteil und dem Physiotope

herzustellen und mithin in Profilen ein "Einstellen" dieser Komponente auf unterschiedliche Energieniveaus zu beobachten, aber auf der anderen Seite gibt es genügend Beispiele, die den Schluß "transportiert wird, was da ist" zulassen, ohne daß dabei eine Transportdifferenzierung zu bemerken wäre. So konnte zum Beispiel auf der Plate von St. Peter Ording (Schleswig-Holstein) zwischen den marinen und den äolischen Sedimenten auch nicht der geringste Unterschied festgestellt werden - wohl aber auf Sylt.

Ein Ansatz zur Lösung dieser Widersprüche könnte der Gedanke sein, daß die Voraussetzung für die Beobachtung von Transportsonderungsprozessen ein ausreichend breites Korngrößenspektrum ist, daß jedoch in vielen Fällen nicht vorhanden ist. Auf dem derzeitigen Stand der Erkenntnisse jedoch gebietet es noch an einem einheitlichen Verständnis der verschiedenen und vielfach unterschiedlichen Beobachtungen. Dabei soll nicht ausgeschlossen werden, daß bisher bei der Untersuchung dieser Fragen der erkenntnistheoretische Fehler gerade darin gelegen haben mag, ein einheitliches System anzustreben, anstatt zwei grundlegende Faktoren zuzulassen und diese in ihrem Wechselspiel verstehen zu lernen.

Die Isolierung von Sinkgeschwindigkeitsfraktionen

mit dem Sand-Sedimentation-Separator (3S)TM

Reinhard Oehmig

GEOMAR-Forschungszentrum für marine Geowissenschaften an der
Universität Kiel, Wischhofstraße 1-4, 2300 Kiel 14

Inhalt

- I Zusammenfassung
- II Dank
- 1. Einleitung
- 2. Funktionsprinzip
- 3. Aufbau des Separators
 - 3.1 Sedimentationssäule
 - 3.2 Probenaufgabevorrichtung (Jalousie)
 - 3.3 Förderbänder
 - 3.4 Doppelkammer
 - 3.5 Spülsystem und Abfüllvorrichtung
 - 3.6 Steuerungs- und Leistungselektronik
- 4. Sinkgeschwindigkeitsverteilung und Separation
 - 4.1 Definition
 - 4.2 Probenmaterial und -Vorbehandlung
 - 4.3 Auswahl abzutrennender Fraktionen
- 5. Beispiele für Separationen
 - 5.1 Oberflächensedimente des Europäischen Nordmeers-
Einflußbereich Norwegenstrom
 - 5.2 Polare und subpolare Formen planktischer Foraminiferen
 - 5.3 Sedimente aus Glazial-/Interglazial-Zyklen im
Europäischen Nordmeer-Einflußbereich Ostgrönlandstrom
 - 5.4 Materialauslese beim Sedimenttransport
- 6. Literatur

I. Zusammenfassung und Schlußfolgerung

Vorliegende Arbeit gibt zunächst eine Beschreibung zum Aufbau und zur Arbeitsweise des Prototyps eines vollkommen neuentwickelten Separationssystems, mit dem von sandkörnigen Materialien auf einfache Weise Fraktionen nach Sinkgeschwindigkeit gewonnen werden können.

Mittels durchgeführter Separationen an Sedimenten des Europäischen Nordmeers sowie experimentellen Untersuchungen zu Sonderungsphänomenen beim Sedimenttransport werden die wichtigsten bisherigen Einsatzfelder dargestellt.

Vergleichbar präzise und schnell, wie Sinkgeschwindigkeitsverteilungen mit Hilfe automatischer Sedimentationswaagen bestimmt werden können, gelingt mit dem hier vorgestellten Gerät jetzt auch die Abtrennung von Sedimentmaterial genau begrenzbarer Sinkgeschwindigkeitsbereiche.

Die gegenüber der Siebanalyse unumstrittenen Vorteile des Sedimentationsverfahrens zur Kennzeichnung des Sediments nach seinem Verhalten unter dem Einfluß von Wasserströmung, können mit Hilfe des Separators voll zur Geltung gebracht werden. Bisherige Interpretationen von Sinkgeschwindigkeitsverteilungen als dem geeigneteren, eher 'behavioristic' Sedimentparameter (SENGUPTA & VEENSTRA 1968, SANFORD & SWIFT 1971, KOMAR & CLEMENS 1986) konnten sich nicht auf die Komponentenanalyse bestimmter Sinkgeschwindigkeitsbereiche stützen. Nur so aber können innerhalb von Sinkgeschwindigkeitsverteilungen transport- und strömungsselektierte Sedimentkomponenten erkannt und sicher von autochthonen Bestandteilen abgegrenzt werden.

Da jetzt auch beim Sedimentationsverfahren leicht Fraktionen der dabei gewonnenen Sinkgeschwindigkeitsverteilungen isoliert werden können (analog Siebfraktionen), ist ein erhebliches Hindernis auf dem Wege einer breiteren Einführung des Sedimentationsverfahrens zur prozeßorientierten Kennzeichnung klastischer Sedimente beseitigt.

Dies gilt besonders für Arbeiten an den aus sehr unterschiedlichen Partikeln zusammengesetzten marinen Sedimente mit den ihnen eigenen komplizierten Verteilungen.

II. Dank

Herrn Dr. J. Brezina, GRANOMETRY in Neckargemünd verdanke ich detaillierten Einblick in den Entwicklungsprozeß seines Separators und die so gegebene Möglichkeit, sonst nicht verfügbare Angaben für den Anwender machen zu können.

Für Hilfe und Lösungen bei Elektronik- sowie Problemen der Prozeßrechnersteuerung danke ich Herrn Dr. F. Rosenbrock, Real-Time Engineering in Nauheim und Herrn W. Schneider, Geomar Technologie GmbH in Kiel.

Ohne die hervorragend ausgeführten Arbeiten der feinmechanischen Werkstatt des Instituts für Reine und Angewandte Kernphysik, Universität Kiel wäre manches am Separator nicht "wasserdicht". Den Herren Jesse und Tresp sowie ihren Mitarbeitern danke ich dafür.

Herrn Dr. G. Unsöld, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Kiel danke ich für Ideen und Verbesserungsvorschläge, um der Dynamik des Sediments im Separator Herr zu werden und die Erlaubnis zur Aufnahme erster Ergebnisse aus dem Experiment zur Transportsonderung in diesen Bericht.

Frau Susanne Schulz und Herrn Joe Schmeiss, SFB 313 danke ich für die umfassende Hilfe beim Aufbau und Ausprobieren des Separators sowie der sorgfältigen Durchführung von Sedimentationsanalysen und Separationen.

Frau K. v. Kistowski und Herr H. Bauch, Geomar bestimmten und zählten erstmals den Inhalt hydraulischer Fraktionen aus. Herzlichen Dank dafür.

Frau S. Körsgen und Herr R. Kantz, Geomar scheuten nicht die Mühe, sich für die Zeichenarbeiten in ein neues Computerprogramm einzuarbeiten.

Ihnen danke ich für besonders schnelle und perfekte Ausführung.

Herrn Klas Lackschewitz, Geomar danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise zur Verbesserung.

Der DFG sei gedankt für die Bereitstellung von Mitteln für Entwicklung und Bau des Separators.

1. Einleitung

In der Sedimentforschung wird bei unterschiedlichen Fragestellungen eine Auftrennung des Sediments in Sinkgeschwindigkeitsfraktionen benötigt.

Einen solchen Themenbereich stellen Untersuchungen zur strömungsgesteuerten Bildung klastischer Sedimente dar.

Mit der Bestimmung von Sinkgeschwindigkeitsverteilungen vollzieht man wesentliche Aspekte der unter Beteiligung von Wasser bzw. Wasserströmungen erfolgten Sedimentbildung nach (KOMAR & CLEMENS 1986). Daß sich dieser wesentlich näher prozeßorientierte Sedimentparameter gegenüber Siebkorngrößen bislang nicht weiter durchgesetzt hat, liegt wesentlich an der fehlenden Möglichkeit, routinemäßig Fraktionen nach Sinkgeschwindigkeit auch auf ihre Zusammensetzung hin analysieren zu können.

Nur so aber können innerhalb von Sinkgeschwindigkeitsverteilungen transport- und strömungsselektive anzeigende Sedimentkomponenten erkannt und sicher von autochthonen Bestandteilen abgegrenzt werden.

Weiterhin sind alle diejenigen Arbeiten zu nennen, die sich mit der genetischen Bedeutung der Variabilität der Partikeleigenschaften Größe, Form, Oberflächenbeschaffenheit und Dichte befassen.

Hält man jeweils drei dieser Merkmale (annähernd) konstant, so kann die für ein solches Partikelkollektiv bestimmte Verteilung der Sinkgeschwindigkeiten auf die Dispersion des vierten Partikelkriteriums zurückgeführt werden.

Der Sand-Sedimentation-Separator ermöglicht dann die Abtrennung von Konzentraten mit Partikeln unterschiedlicher Ausprägung dieses Kriteriums.

Als Beispiele seien die Bildung verschiedener Formgruppen enger Siebfraktionen von Mikrofossilien und die Auftrennung von Schwermineralvergesellschaftungen in Dichtegruppen genannt.

Bereits mit der in THIEDE et al. (1976) beschriebenen Separationseinrichtung, die an der "School of Oceanography" der "Oregon State University" gebaut wurde konnten Sinkgeschwindigkeitsfraktionen gewonnen werden.

Auf dem Boden einer zylindrischen Sedimentationssäule befinden sich bei diesem Gerät sechs im Kreis angeordnete Behälter. Eine darüber angebrachte Drehscheibe mit einer Öffnung gibt während der Sedimentation der Probe nacheinander jeweils einen der sechs Behälter zur Aufnahme der entsprechenden Sinkgeschwindigkeitsfraktion frei.

Ein besonders bei geringer verfügbarer Probenmenge ins Gewicht fallender Nachteil dieser Apparatur ist, daß stets nur ein Bruchteil der jeweiligen Sinkgeschwindigkeitsfraktion in den Fraktionenbecher gelangt. Das gesamte, in der Sedimentationssäule nicht über dem gerade geöffneten Behälter sedimentierende Material bleibt unsepariert auf der Drehscheibe liegen.

Im folgenden wird ein Gerät beschrieben, daß eine körnige Probe in einem Arbeitsgang in bis zu 24 Fraktionen nach Sinkgeschwindigkeit auftrennt und diese jeweils vollständig aus dem Sedimentationsraum in Fraktionenbehälter außerhalb überführt.

Der Sand-Sedimentation-Separator (3S)TM wurde von der Firma GRANOMETRY in Neckargemünd entwickelt und unter der Leitung von Dr. J. Brezina erstmals in Kiel aufgebaut. Dessen Erfahrungen aus theoretischen Arbeiten über Verteilungen (BREZINA 1963) sowie Sedimentationsverfahren zur Korngrößenbestimmung (BREZINA 1979, 1980), bisher angewandt in Entwicklung und Bau von automatischen Sedimentationswaagen, machten die Realisierung einer derartigen Anlage erst möglich.

Vorliegende Beschreibung von Aufbau und Funktionsweise des Separators soll, zusammen mit praktischen Beispielen dem Anwender, der mit Sinkgeschwindigkeitsfraktionen arbeiten möchte, Einsatzmöglichkeiten aufzeigen, sowie Hinweise auf Art und Vorbehandlung des Probenmaterials für erfolgreiche Separationen geben.

2. Funktionsprinzip

Eine Probe sandkörnigen Materials wird aus einer Ebene unter Wasser schlagartig zur Sedimentation in einer Wassersäule freigegeben ('stratified sedimentation').

Die Partikel verteilen sich entlang der Sedimentationsstrecke entsprechend ihren Einzelkorn-Sinkgeschwindigkeiten. Am unteren Ende der Sedimentationsstrecke wird zu vorwählbaren Zeiten eine Kammer offengehalten, in die Partikel einer Sinkgeschwindigkeitsfraktion sedimentieren.

Über ein Spülsystem wird diese Fraktion aus der Sedimentationskammer transportiert und steht anschließend für Untersuchungen zur Verfügung.

3. Aufbau des Separators

Abb. 1 zeigt in einer Übersicht die Separationsanlage mit den wesentlichen mechanischen Funktionseinheiten, die anschließend im einzelnen beschrieben werden werden (3.1 bis 3.5). Die elektronische Prozeßsteuerung wird in 3.6 erläutert.

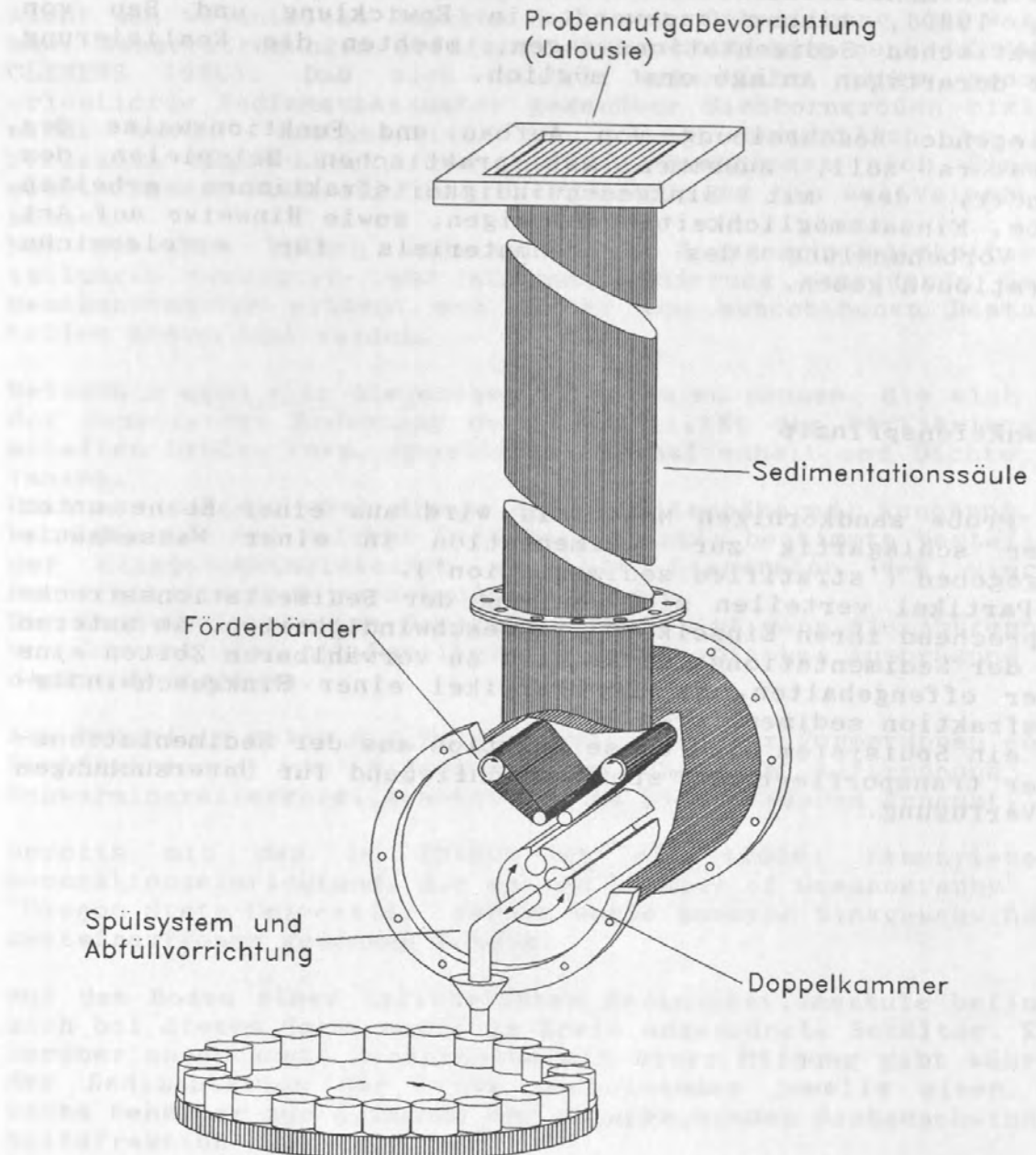


Abb. 1: Der Sand-Sedimentation-Separator (3S)TM mit seinen wesentlichen mechanischen Funktionseinheiten

3.1 Sedimentationssäule

Die Sedimentationssäule besteht aus Glasrohr mit einem Innendurchmesser von 20 cm und einer Sedimentationsstrecke von 192 cm.

Die Verwendung des transparenten Materials ermöglicht Beobachtungen beim Sedimentationsvorgang. Auf eine transparente Ausführung wurde im übrigen auch für einen Großteil der anderen Systemkomponenten Wert gelegt. Somit konnten bei diesem Prototyp mögliche "Senken" für Sedimentpartikel außerhalb der dafür vorgesehenen Sedimentationskammer erkannt werden. Mit Hilfe eines ausreichend starken Spülstroms wurde der weitgehend rückstandsfreie Ausstrom des Probenmaterials in die Fraktionenbehälter erreicht.

Die Sedimentationssäule mit unten angeschlossenem Separator-Einsatz wurde hier starr aufgehängt, da nicht ein gegen mechanische Erschütterungen empfindliches Wegaufnehmer-System wie bei der Sedimentationswaage zu schützen ist (vgl. KACHHOLZ & HENRICH 1987).

Die verhältnismäßig große Länge der Sedimentationssäule ist für die Zuverlässigkeit der Separationsergebnisse aus mehreren Gründen von Vorteil:

- Erhöht man die Sedimentationsstrecke, so wirkt sich bei der Festlegung der Sinkgeschwindigkeit aus Sedimentationszeit und Sinkstrecke der Fehler aus der anfänglichen Beschleunigung bis zum Erreichen des Gleichgewichts von Wasserwiderstandskraft und Partikel-Gewichtskraft (unter Auftrieb) entsprechend weniger aus. Angenähert gilt für die Beschleunigungszeit t_a :

$$t_a = \frac{\text{terminale Sinkgeschwindigkeit}}{\text{Erdbeschleunigung}}$$

So beschleunigt eine Quarzkugel von 2 mm Durchmesser mit einer terminalen Sinkgeschwindigkeit von 27.3 cm/s ^{1.))} etwa 28 ms lang ^{1.))} in Wasser von 24 °C und durchsinkt in dieser Zeit eine Strecke von 0.74 cm.

- Ebenfalls gering bleibt der Fehler, der durch die nicht ganz verzögerungslose Freigabe der Probe zur Sedimentation auftritt.

- Schließlich sind bei einer längeren Sinkstrecke die Fehler, die aus der gegenseitigen Beeinflussung der Einzelpartikel in der absinkenden Sedimentwolke entstehen geringer. Die Wolke verteilt sich dann nämlich auf eine größere Rohrlänge, so daß ihre Konzentration für einen umso größeren Anteil der gesamten Fallzeit sehr niedrig wird (WALGER). Eine zu hohe Partikelkonzentration kann sich störend in zwei entgegengesetzt wirksamen Phänomenen äußern:

A. Gehemmte Sedimentation

Die Sinkgeschwindigkeit der Partikel einer homogenen Suspension (Körner gleichmäßig verteilt) wird durch einen Gegenstrom nach oben herabgesetzt. Dieser Gegenstrom wird durch die Verdrängung des Wasserkörpers erzeugt, der sich unterhalb der herabsinkenden Sedimentationswolke befindet (vgl. THACKER & LAVELLE 1977, 1978).

B. Sedimentationskonvektion

Dieses, von KUENEN (1968) so bezeichnete Phänomen tritt in nichthomogenen Suspensionen auf.

Wenn mehrere Partikel dicht beieinander liegen, ein 'Cluster' bilden, fallen diese mit einer höheren Geschwindigkeit als das einzelne Partikel (STENHOUSE, 1967 und BREZINA, 1970).

Experimentell konnte GELDORF (1978) zeigen, daß 'Sedimentationskonvektion' der stärker wirksame Konzentrationseffekt gegenüber der 'Gehemmten Sedimentation' ist, in der Regel also bei überhöhter Partikelkonzentration mit zu schneller Sedimentation gerechnet werden muß.

Weitgehend werden Konzentrationseffekte durch den relativ großen Innendurchmesser der Sedimentationsssäule vermieden. Gleichzeitig werden damit Wandeffekte geringgehalten.

Auf die Wahl einer geeigneten Probenmenge für eine ungestörte Sedimentation und einwandfreie Separation wird in Abschnitt 4.2 eingegangen.

3.2 Probenaufgabevorrichtung (Jalousie)

Dieser Systemteil gewährleistet das gleichzeitige Freigeben der gesamten Probe beim Start der Quarzuhr für die Messung von Sedimentationszeit, resp. Sinkgeschwindigkeit.

Die Probe soll, um Konzentrationseffekte zu vermeiden, vor Sedimentationsbeginn möglichst gleichmäßig über der gesamten Querschnittsfläche der Sedimentationssäule verteilt sein.

Der Beginn der Sedimentation soll aus einer Ebene bereits unter Wasser erfolgen ('stratified sedimentation').

Die hier verwendete Lösung ist eine Konstruktion, vergleichbar einer Fensterjalousie ('venetian blind'), wie sie in BREZINA (1969), WALGER und GELDORF & SLOT (1979) beschrieben wird.

Unter Wasser befindliche teilkreisförmige Lamellen werden bei Sedimentationsbeginn über eine Zahnstangenmechanik, angetrieben durch einen Drehmagneten für etwa drei Sekunden vibrierend um die Vertikalposition gehalten. Die Lamellen werden anschließend durch eine Feder in die Ausgangsposition zurückgeschwenkt und sind bereit zur Aufnahme der nächsten Probe.

3.3 Förderbänder

Das eingebrachte Probenmaterial sedimentiert über der gesamten kreisförmigen Querschnittsfläche der Sedimentationssäule.

Eine Förderbandvorrichtung überführt die Partikel aus dem Gesamtquerschnitt zu einer zentralen schlitzförmigen Öffnung, unter der sich eine zylindrische Kammer (Sedimentationskammer, vgl. Abschnitt 3.4) zum Auffang der Partikel einer Sinkgeschwindigkeitsfraktion befindet (Abb. 1).

Der Förder-Mechanismus besteht aus zwei schräg nach unten gegeneinander laufenden Bändern (wasserbeständige Klarsichtfolie), angetrieben durch je einen Schrittmotor.

Die während einer Separation stetig abnehmende Bandgeschwindigkeit ist so bemessen, daß deren vertikale Komponente jeweils der momentanen Sinkgeschwindigkeit derjenigen Partikel entspricht, die entlang der senkrechten Projektion der schlitzförmigen Kammeröffnung und somit auch direkt in die Kammer sedimentieren.

Die auf den Förderbändern transportierten Partikel müssen in die Sedimentationskammer gelangen. Dazu ist die Umlenkante für die Bänder oberhalb der Sedimentationskammer als Teil eines Kreises mit kleinem Radius ausgebildet, so daß die Zentrifugalkraft die Ablösung der Partikel von den Bändern unterstützt.

Zudem wird der Schleudereffekt verstärkt durch die ruckartige Bewegung, die von der Arbeitsweise der Schrittmotoren herrührt. Ein seitliches Ablaufen der Förderbänder wird mit von außen verstellbaren Vorspannrollen verhindert.

3.4 Doppelkammer

In diesem Teil der Anlage ist im Wechsel eine von insgesamt zwei horizontal angeordneten zylindrischen Kammern über eine schlitzförmige Öffnung mit der Sedimentationssäule verbunden (Abb. 1). Sie übernehmen

- als Sedimentationskammer
die Aufnahme der Partikel einer Sinkgeschwindigkeitsfraktion,
- als Spülkammer
die Verbindung mit einem externen Wasserkreislauf zum Herausspülen des in einem vorhergehenden Zyklus in die Kammer gelangten Materials.

Die Drehung der beiden Kammern zur jeweils wirksamen Funktion als Sedimentationskammer bzw. Spülkammer erfolgt mit Hilfe eines hoch übersetzten Gleichstrommotors.

Die Kraftübertragung auf die Doppel-Kammer wird über eine drehmomentgesteuerte Rutschkupplung in den beiden Extremlagen unterbrochen. Die Drehrichtung wird über Mikroschalter bei Anschlag in diesen Lagen gewechselt.

3.5 Spülsystem und Abfüllvorrichtung

In einem separaten Kreislauf außerhalb der Sedimentationssäule wird ständig ein Wasserstrom von max. 20 l/s bereitgehalten.

Zu dem Zeitpunkt, wo nach dem Umschwenken der Doppelkammer die bisherige Sedimentationskammer zur Spülkammer wird, wird diese durch Öffnung von Magnetventilen mit dem externen Kreislauf verbunden.

Um einen Stau durch Rückschlag im Spülkreislauf zu vermeiden, wird kurz vor (100 ms) Öffnen des Einlaßventils zur Spülkammer das Ventil zum Auslaß-Trichter für das Separationsgut (Abb. 1) geöffnet.

Für die Dauer von 1800 ms (Regel-Spülzeit) fließt nun ein Wasserstrom von einem externen Wasservorratsbehälter bis zum Auslaßtrichter, in den das mit Sedimentfracht (Inhalt der Kammer) beladene Spülwasser austritt. Um eine möglichst niedrige Dimensionierung von Spülsystem und Abfüllvorrichtung sowie außerdem eine möglichst kurze Spülzeit (Verkürzung der Zykluszeit, s. Erläuterungen und Tab. 1 in Abschnitt 3.6) zu erreichen, wurde darauf geachtet, das Spülvolumen möglichst gering zu halten.

Mit der nach umfangreicher Optimierungsarbeit eingestellten Kombination aus Durchflußmenge (7 l/s), Durchflußdauer (1800 ms) und Spülleitungsquerschnitt (12 mm) konnten die verwendeten Materialien (vgl. Abschnitt 5) problemlos ausgespült werden.

Geführt durch den Auslaßtrichter fließt das Spülgut in eines der insgesamt 24 verfügbaren Fraktionenbehälter (Abb. 1).

Die auf einem pneumatisch angetriebenen Drehteller angeordneten Gefäße haben einen porösen Boden aus Sinterkeramik. Nach Abfließen des Spülwassers können die Gefäße abgenommen und die Partikel der betreffenden Sinkgeschwindigkeitsfraktion in ein gesondertes Behältnis zum Trocknen ausgespült werden.

3.6 Steuerungs- und Leistungselektronik

Die Steuerungs- und Leistungselektronik übernimmt die zeitlich abgestimmte Ansteuerung und Stromversorgung der elektrisch betriebenen Aggregate des Separationssystems.

Eine zeitlich abgestimmte Schaltung der elektrischen Funktionseinheiten ist für die Separation auf zweierlei Weise von Bedeutung:

Zum einen gilt dies für die gesamte Separation mit Abtrennung der vorgewählten Sinkgeschwindigkeitsfraktionen, zum anderen für die richtige Steuerung der Schalt- und Regelvorgänge, die für die Gewinnung einer einzelnen Sinkgeschwindigkeitsfraktion ablaufen müssen.

Davon unbeeinflusst bietet die Separationsvorrichtung die Möglichkeit, auch unmittelbar anschließende Sinkgeschwindigkeitsfraktionen isolieren zu können.

Die einzige, systembedingte Unschärfe dabei besteht darin, daß während des Kammerwechsels durch die Rotation der Doppelkammer (Sedimentationskammer->Spülkammer) das Probenmaterial auf das Kreissegment der Doppelkammer zwischen Sedimentations- und Spülkammer sinkt (vgl. Abb. 1) und beim anschließenden Weiterdrehen der Doppelkammer in die aktuelle Sedimentationskammer abgewischt wird.

Somit gelangt ein kleiner Teil des sedimentierenden Materials in eine zu langsame Sinkgeschwindigkeitsfraktion.

Gleichzeitig mit dem Start des Separationsvorgangs, beginnend mit der Sedimentation von der Jalousie aus, beginnt eine Quarzuhr zu laufen.

24 Sekunden nach Sedimentationsbeginn fangen die Förderbänder an zu arbeiten.

Ab diesem Zeitpunkt (bei den 192 cm Sinkstrecke bedeutet dies ab einer Sinkgeschwindigkeit von 8 cm/s, entsprechend $PSI = -3$ und langsamer) können Sinkgeschwindigkeitsfraktionen gewonnen werden.

Die Begründung dafür, daß eine Auftrennung in Fraktionen im schnelleren Bereich der Sinkgeschwindigkeiten nicht vorgesehen ist, liegt im Zeitbedarf für mechanische Vorgänge, die bei der Separation einer Sinkgeschwindigkeitsfraktion ablaufen müssen. Sie beträgt etwas über 5 Sekunden.

Die Zeiten im einzelnen für einen solchen Separations-Zyklus sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Prozeß	Dauer (ms)
a) Ansprechdauer Relais, Motor für Kammerdrehung	25
b) Kammerdrehung (Betriebszeit des Motors)	600
c) Wartezeit ¹⁾ nach b)	100
d) Auslaßventil der Spülkammer öffnen	100
e) Einlaßventil zur Spülkammer öffnen und spülen	1800
f) Abfluß über den Ausflußtrichter in das Fraktionengefäß	2200
g) Drehteller in neue Position bringen	250
	Zusammen: 5075

¹⁾ Wartezeit dient dazu, um etwa abnutzungsbedingte Veränderungen in der Kammerdrehzeit aufzufangen.

Tab. 1: Zeiten für die Einzelvorgänge zur Abtrennung einer Sinkgeschwindigkeitsfraktion (Durchlaufen eines Separationszyklus)

4. Sinkgeschwindigkeitsverteilung und Separation

Größe, Form, Oberflächenbeschaffenheit und Dichte der enthaltenen Partikel bestimmen wesentlich die Sinkgeschwindigkeitsverteilung eines Sediments. Als Faktor hinzu kommt die Temperatur der Sedimentationsflüssigkeit, deren Höhe die Viskosität beeinflusst. Die Zähigkeit 0 °C kalten Wassers ist doppelt so groß wie die von 25 °C warmem Wasser. Vor Auftrennung von Sediment in Fraktionen nach der Sinkgeschwindigkeit muß die Häufigkeitsverteilung dieser Geschwindigkeit für das untersuchte Material bekannt sein.

Wegen des genannten Temperatureinflusses und wegen der in Abschnitt 3.1 erläuterten Konzentrationseffekte empfiehlt es sich,

- Sedimentationsanalyse (Bestimmung der Sinkgeschwindigkeitsverteilung) und
- Separation (Abtrennung von Sinkgeschwindigkeitsfraktionen)

an gleichgroßen Teilproben des jeweiligen Untersuchungsmaterials sowie bei weitgehend gleichen Temperaturen vorzunehmen.

4.1 Definition

Für die Sinkgeschwindigkeit wird in dieser Beschreibung analog dem Verfahren zur Einteilung von Korngrößen nach KRUMBEIN 1934 eine logarithmisch aufgebaute Skala verwendet:

$PSI = -\log_2(v/v_0)$, v =gemessene Geschwindigkeit in cm/s, $v_0=1$ cm/s

Die Logarithmierung wird durchgeführt, weil Sinkgeschwindigkeiten beispielsweise natürlicher Sande häufig log-normal verteilt sind (REED et al. 1975) und somit die statistischen Parameter zur Kennzeichnung von Normalverteilungen direkt angewandt werden können (MIDDLETON 1967, MAY 1981).

Der Vorteil einer logarithmischen Skala liegt außerdem darin, daß bei der Interpretation von Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Geschwindigkeitsunterschiede im schnellen Bereich einen vergleichbaren Stellenwert haben wie Änderungen im langsamen Bereich.

Im Prinzip gilt das Gleiche wie bei den Korngrößen, wo es zur Kennzeichnung eines Sediments gleichermaßen von Bedeutung ist, ob Sand-Körner 2 oder 1 mm Durchmesser haben und die Ton-teilchen entweder überwiegend 0.002 oder 0.001 mm groß sind und dies mit der allgemein verwendeten PHI-Skala auch darstellbar ist.

Abb. 2 zeigt eine mit der Sedimentationswaage MacrogranometerTM bestimmte Sinkgeschwindigkeitsverteilung. Die Häufigkeit in den einzelnen Sinkgeschwindigkeitsklassen (Klassenbreite: 0.02 PSI) sowie die Summenhäufigkeit sind auf der Ordinate gegen die Sinkgeschwindigkeit PSI (Abszisse) abgetragen.

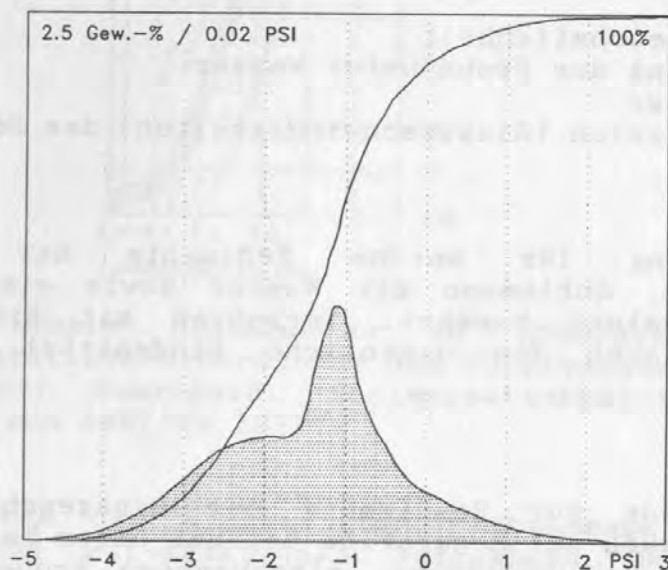


Abb. 2: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 21670-1, GKG, 0-2 cm. Sedimentiert wurden 2.29 g der Fraktion > 0.063 mm bei 22.9 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2. (verändert aus LACKSCHEWITZ et al.).

Die auf der PSI-Skala notierten Werte -5, -4, -3, -2, -1, 0, 1, 2 und 3 bedeuten Sinkgeschwindigkeiten von 32, 16, 8, 4, 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125 cm/s.

Für die Ordinate gelten zwei Skalen:

1. 0 bis 100 Gew.-% für die kumulative Häufigkeit und
2. 0 bis 2.5 Gew.-% pro 0.02 PSI für die Häufigkeitskurve

Letztere beruht auf einem Histogramm (Balkendiagramm) mit einer Balkenhöhe entsprechend denjenigen Probenanteilen in Gew.-% der Gesamtverteilung, der innerhalb eines Sinkgeschwindigkeitsintervalls von 0.02 PSI sedimentiert.

0.02 PSI ist das Meßintervall ("Zeitdauer"), über das die Gewichtszunahme auf dem Wägeteller der Sedimentationswaage gemittelt wird. Aus diesem hohen Auflösungsgrad der Messung (innerhalb eines Intervalls von 1 PSI sind es also 50 derartig aufgemittelte Werte) resultiert der relativ niedrige Betrag von beispielsweise 2.5 Gew.-% pro 0.02 PSI als Höchstwert der Skala für die Häufigkeit der Verteilung auf Abb. 2.

4.2 Probenmaterial und -Vorbehandlung

Die Anforderungen an das Probenmaterial sind für die Bestimmung der Sinkgeschwindigkeitsverteilung wie für die Abtrennung von Sinkgeschwindigkeitsfraktionen mit dem Separator weitgehend die gleichen. Im einzelnen betrifft dies

- a) die körnige Beschaffenheit
- b) die Evakuierung der Probe unter Wasser
- c) die Probenmenge
- d) den Arbeitsbereich (Sinkgeschwindigkeiten) des Separators

zu a):

Als Aufbereitung für marine Sedimente hat sich die Gefriertrocknung, Schlämmen mit Wasser sowie eine schonende Ultraschallbehandlung bewährt. Versetzen mit H_2O_2 zerstört neben anderem auch das organische Bindemittel benthischer Sandschaler!

zu b):

Die Sedimentation zur Bestimmung der Sinkgeschwindigkeitsverteilung wie auch zur Separation beginnt unter Wasser. Beim Einbringen der trockenen, eingewogenen Probe direkt auf die Jalousie (Abschnitt 3.2) würde sich die Oberflächenspannung des Wassers und den Partikeln anhaftende Luftblasen störend bemerkbar machen.

Um diese Effekte auszuschalten, wird die Probe noch im Probengefäß gewässert. Aufschwimmende Partikel werden mit dem Nebel eines Wasserzerstäubers zum Absinken gebracht. Anschließend wird die Probensuspension bis auf etwa 100 mbar evakuiert. Die Vibration einer hierzu verwendeten Membranpumpe sorgt dafür, daß sich den Partikeln anhaftende Luftblasen ablösen.

zu c):

Die Probenmenge muß so gewählt werden, daß nicht die in Abschnitt 3.1 beschriebenen Konzentrationseffekte eine überhöhte Sinkgeschwindigkeit des Partikelkollektivs zur Folge haben.

Für die Bestimmung von PSI-Verteilungen mit der Sedimentationswaage muß außerdem in den verschiedenen Sinkgeschwindigkeitsbereichen eine ausreichende Zahl von Partikeln zur Verfügung stehen, um statistisch repräsentativ zu sein und der Waage entsprechend ihrer Empfindlichkeit hinreichend Material für die Anzeige einer Gewichtszunahme zu bieten.

Als Ergebnis aus den Arbeiten über das Sedimentationsverhalten verschieden dichter Suspensionen (BREZINA 1970) erstellte BREZINA 1979 das mit Abb. 3 wiedergegebene Diagramm zur Wahl der geeigneten Probenmenge.

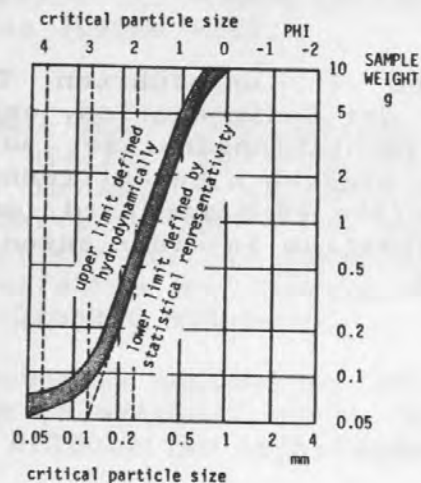


Abb. 3: Optimale Probenmenge in Abhängigkeit von der geschätzten kritischen Korngröße des Untersuchungsmaterials. Ermittelt für: Quarzsand, Sedimentationssäule mit 20 cm Durchmesser (aus BREZINA 1979).

Die Untergrenze der eingesetzten Probenmenge kann bei der Separation von PSI-Fractionen weitgehend beliebig gewählt werden, abhängig vom Bedarf an Untersuchungsmaterial der jeweiligen Fraktion.

zu d): Der Gesamtbereich der Sinkgeschwindigkeiten, in dem zuverlässig mit dem Separator PSI-Fractionen abgetrennt werden können, entspricht für Quarzkörner bei 20 °C in etwa dem Korngrößenintervall von 0.036 bis 0.5 mm.

Während die Beschränkung auf der schnellen Seite aus technischen Gründen nicht aufgehoben werden kann (s. Abschnitt 3.6) ist sie auf der langsamen Seite prinzipiell kaum begrenzt. Freilich ist zu bedenken, daß hier der wachsende Zeitbedarf einer praktischen Anwendung die Grenze setzt. So beträgt die Sedimentationsdauer in der 192 cm-Säule des Separators für 0.04 mm große Quarzkörner bei 20 °C bereits ca. 23 Minuten.

4.3 Auswahl abzutrennender Fraktionen

Die Verteilung der Sinkgeschwindigkeit PSI, am einfachsten bestimmt mit Hilfe einer automatischen Sedimentationswaage, ist in der Regel Grundlage für die Entscheidung, welche Bereiche der Sinkgeschwindigkeit isoliert werden sollen, um beispielsweise auf ihre partikuläre Zusammensetzung analysiert zu werden.

Wegen der in Abschnitt 4. angeführten Temperatur- und Konzentrationseffekte bei der Sedimentation, empfiehlt sich das Voranstellen einer Sedimentationsanalyse auch für solche Untersuchungen, bei denen einfach eine Auftrennung von Material in gleichgroße PSI-Abschnitte benötigt wird, um beispielsweise Aussagen über das Formenspektrum in einer engen Siebkorngrößen-Fraktion machen zu können.

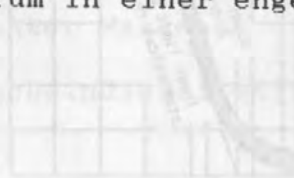


Abb. 4 zeigt die PSI-Verteilung eines Sediments der Norwegisch-Grönländischen See, bestimmt mit dem Macrogranometer™.

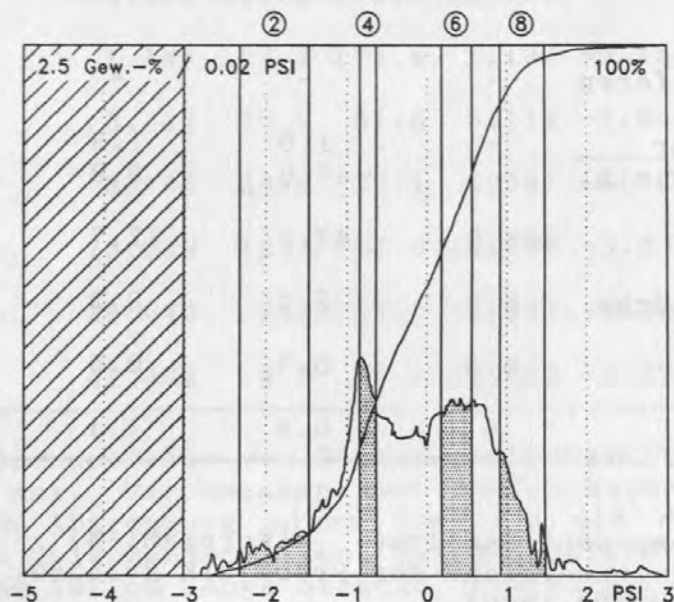


Abb. 4: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 23353-5, KAL, 140 cm. Sedimentiert wurden 0.35 g der Fraktion > 0.063 mm bei 20.9 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2 (verändert aus JÜNGER 1990).

Auffälliges Merkmal der PSI-Verteilung ist die Bimodalität. Um die Ursache hierfür zu erfahren, können beispielsweise entsprechend den in Abb. 4 eingetragenen PSI-Grenzen Sinkgeschwindigkeitsintervalle für eine anschließende Komponentenanalyse abgetrennt werden. Der Anwender muß dazu lediglich noch in einem Dialogverfahren dem Steuerprogramm des Separators die ausgewählten PSI-Grenzen mitteilen.

Innerhalb des besonders markierten PSI-Bereichs von -5 bis -3 sind Separationen prinzipiell nicht möglich. Hierfür sind die in Abschnitt 3.6 erläuterten technischen Gründe verantwortlich.

In Tab. 2 ist das Ergebnis der Komponentenanalyse von isolierten Sinkgeschwindigkeitsfraktionen aufgeführt.

PSI-Fraktion	"2"	"4"	"6"	"8"
Komponente				
benth. Foraminiferen	-	-	-	-
plankt. <u>subpolar</u>	-	1.0	1.9	1.1
Foram. <i>N.pachy.sin.</i>	-	46.6	9.8	1.1
Quarz	93.0	47.2	72.7	94.9
Gesteinsbruchstücke	6.3	2.2	8.2	1.3
vulk. Material	0.8	0.3	0.5	0.4
Schwerminerale	-	0.9	1.4	-

Tab. 2: Komponentenanalyse (Kornzahl-%) separierter Sinkgeschwindigkeitsbereiche der Probe GIK 23353-5, KAL, 140 cm (verändert aus JÜNGER 1990).

Quarz ist demnach bei weitem dominierender Bestandteil aller PSI-Intervalle. Ausgenommen lediglich der PSI-Bereich des markanten, gut sinkgeschwindigkeitssortierten Abschnitts um $\text{PSI} = -0.8$ herum (PSI-Fraktion "4"). Die planktische Foraminifere *Neogloboquadrina pachyderma sin.* ist darin wesentlicher Bestandteil und ruft das vergleichsweise enge Sinkgeschwindigkeitsspektrum hervor.

Für Verteilungen, die aus mehreren, sich überlagernden Sinkgeschwindigkeitskomponenten aufgebaut sind (polymodal), können diese Einzelbestandteile wirksamer konzentriert werden, wenn nicht PSI-Bereiche der jeweiligen zentralen Modalbereiche entnommen werden, sondern solche der jeweiligen Randbereiche. Dort ist die Überlagerung der einzelnen Komponenten nicht mehr von Bedeutung.

Technische Gründe, die den Sinkgeschwindigkeitsbereich, in dem Separationen möglich sind, auf PSI langsamer -3 (8 cm/s) begrenzen, bedingen auch, daß nicht in beliebig dichter Folge Sinkgeschwindigkeits-Fraktionen abgetrennt werden können (vgl. Abschnitt 3.6).

Hierzu sind in Tab. 3 für eine Reihe von Korngrößen (d_1) diejenigen maximalen Korndurchmesser (d_2) angegeben, die Partikel der jeweils übernächsten (langsameren) abtrennbaren Fraktion haben können.

Unabhängig davon schließen benachbarte Sinkgeschwindigkeitsfraktionen lückenlos einander an.

PHI1	d1	PSI1	v1	T1	T2	v2	PSI2	d2	PHI2
4	0.063	0.325	590.8	596.5	0.322	1.64	0.062	4.01	
3	0.125	1.145	167.7	173.4	1.107	-0.15	0.123	3.03	
2	0.25	3.437	55.9	61.6	3.119	-1.64	0.234	2.10	
1	0.5	8.194	23.4	29.1	6.591	-2.72	0.413	1.28	
0	1.0	15.829	12.1	17.8	10.768	-3.43	0.652	0.617	
-1	2.0	26.643	7.2	12.9	14.877	-3.90	0.929	0.106	
-2	4.0	41.495	4.6	10.3	18.592	-4.22	1.221	-0.289	

Tab. 3: Aufeinanderfolge von Sinkgeschwindigkeitsfraktionen. d2 ist der max. Durchmesser der übernächsten (langsameren) Fraktion nach Abtrennung einer Fraktion mit d1 als Maximum. Berechnung in Zwischenschritten. Zugrundegelegt: Qz-Kugel sinkt bei 20 °C eine 192 cm lange Strecke, Zykluszeit: 5.7 s.

Würden aus einer Sinkgeschwindigkeitspopulation die darin enthaltenen Quarzkugeln mit Durchmessern von 0.25 mm mit dem Separator abgetrennt, so würde aufgrund der Zykluszeit (5.7 s), die für die technischen Abläufe zur Abtrennung einer PSI-Fraktion erforderlich ist, das Partikel mit max. Durchmesser der übernächsten PSI-Fraktion 0.234 mm (s. Tab. 3, d2) groß sein.

Es wird deutlich, daß gravierende Einschränkungen erst bei Teilchen mit Quarzkugel-Äquivalentkorngrößen von 0.3 mm und größer wirksam werden.

Zusammengefaßt ist für die Auswahl der Fraktionen, die mit dem Separator abgetrennt werden sollen folgendes zu beachten:

- Voraussetzung ist eine der Separation vorangehende Bestimmung der Sinkgeschwindigkeitsverteilung
- im Bereich schneller PSI=-3 ist keine Separation möglich
- bezogen auf die Sedimentation von Quarzkugeln in 20 °C warmem Wasser können PSI-Fraktionen innerhalb eines Bereichs von 0.47 mm bis 0.036 mm isoliert werden
- nötigenfalls Einschränkungen hinsichtlich der zeitlichen (=geschwindigkeitsmäßigen) Aufeinanderfolge von mehr als zwei zu separierenden PSI-Fraktionen nach Tab. 3 beachten
- bei sich überlagernden PSI-Modi, hervorgerufen etwa von zwei Partikelarten, die zu isolierenden PSI-Fraktionen an die jeweils äußeren Geschwindigkeitsbereiche legen (schneller Teil der schnelleren Komponente und langsamer Teil der langsamen Komponente): auf diese Weise können reine Konzentrate der Einzelkomponenten gewonnen werden.

5. Beispiele für Separationen

Wie Sinkgeschwindigkeitsverteilungen besser zu deuten sind durch die jetzt gegebene Möglichkeit, sich Fraktionen hiervon für die Komponentenanalyse zu isolieren, machen die folgenden Anwendungsbeispiele deutlich.

Sämtliche hier gezeigten Verteilungen nach PSI wurden mit der automatischen Sedimentationswaage MacrogranometerTM bestimmt (BREZINA 1986).

5.1 Oberflächensedimente des Europäischen Nordmeers-Einflußbereich Norwegenstrom

Die PSI-Verteilung eines "foraminiferal ooze" als charakteristisches Sediment weiter Teile dieses nordatlantischen Randmeers zeigt Abb. 5.

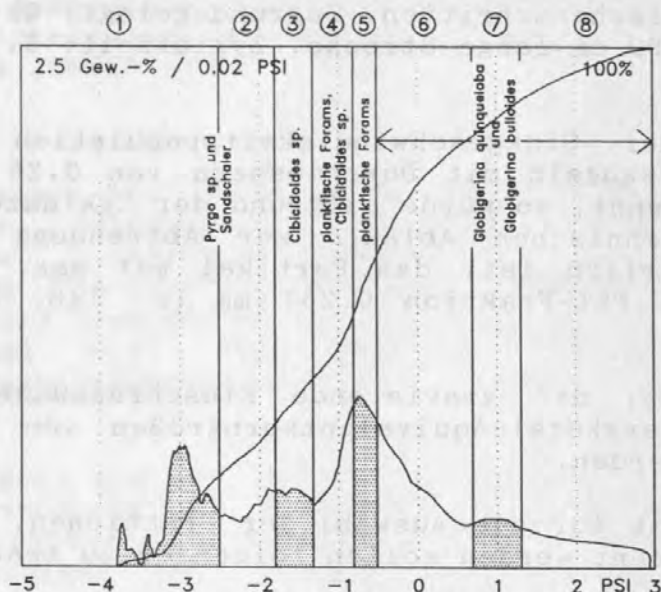


Abb. 5: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 23068-2, GKG, 0-1 cm. Sedimentiert wurden 1.03 g der Fraktion > 0.063 mm bei 18.8 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Deutlich sind vier Modalbereiche nach PSI zu erkennen. Mit der starken Asymmetrie des Peaks bei PSI -0.7 ist der Hinweis auf eine hierin befindliche weitere Sinkgeschwindigkeitskomponente gegeben. Diese Komponente hat einen langsameren Modalwert und eine höhere Standardabweichung (weiter verteilt). Eingetragen sind die Grenzen für die Isolierung von acht PSI-Fractionen mit dem Separator.

Tab. 4 gibt das Ergebnis der Komponentenanalyse dieser Fraktionen wieder. Die häufigsten Bestandteile sind planktische Foraminiferen, kalkschalige und sandschalige benthische Foraminiferen sowie Quarz und Aggregate.

Während sich die großen Gehäuse von *Pyrgo* sp. und die agglutinierenden Formen benthischer Foraminiferen und Aggregate in den beiden schnellsten PSI-Fractionen konzentrieren, treten scheibenförmige *Cibicidoides* sp. am häufigsten in den PSI-Fractionen "3" und "4" auf.

PSI-Fraktion "4" und langsamere enthalten als dominierenden Bestandteil planktische Foraminiferen. Ist der steil zur schnellen Seite abfallende Modus bei $PSI = -0.7$ noch überwiegend aus der polaren Form *Neogloboquadrina pachyderma* zusammengesetzt, so zeigen die Kornzahl-% in PSI-Fraktion "5" und langsameren das zunehmend starke Hervortreten der subpolaren Formen *Globigerina quinqueloba* und *G. bulloides*.

Den hier bereits erkennbaren Einfluß der Partikelform für das Vorkommen in unterschiedlichen Sinkgeschwindigkeitsbereichen zeigt noch deutlicher das im folgenden Abschnitt 5.2 behandelte Beispiel.

PSI-Fraktion	"1"	"2"	"3"	"4"	"5"	"6"	"7"	"8"
benth. Foram., Kalkschaler	13.9	15.4	30.5	26.3	11.8	8.9	5.0	3.2
<i>Pyrgo</i> sp.	6.2	6.3	1.3	3.5	1.0	-	-	-
<i>Cibicidoides</i> sp.	6.7	9.1	28.9	22.7	10.8	7.3	2.6	2.3
<i>Oridorsalis umbonatus</i>	0.5	-	0.3	-	-	1.5	1.8	0.4
<i>Triloculina trik.</i>	0.5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quinqueloculina</i>	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.4
benth. Foram., Sandschaler	12.4	16.7	11.4	10.0	13.7	10.0	5.9	3.8
plankt. Foram.,	-	3.4	11.1	45.3	61.6	70.8	84.2	81.9
<i>N. pachyderma</i> sin.	-	-	-	5.3	3.6	-	1.2	0.2
<i>N. pachyderma</i> dext.	-	0.4	1.6	23.3	24.8	4.2	4.9	0.8
<i>Globigerina quinqueloba</i> und <i>G. bulloides</i>	-	3.0	9.5	16.7	33.0	66.5	78.1	80.8
Muscheln	-	0.2	-	-	-	-	-	-
Echinodermen	-	-	0.2	0.2	-	-	-	-
Schwammnadeln	-	-	-	-	-	-	-	0.6
Quarz	53.6	60.3	40.7	14.7	10.8	7.2	3.9	7.6
Schwerminerale	-	-	-	-	0.2	-	-	-
vulkanisches Glas	-	0.2	0.6	-	-	0.2	0.4	0.6
Aggregate	20.1	3.8	5.5	3.5	1.9	2.9	0.6	2.3

Tab. 4: Komponentenanalyse (Kornzahl-%) der separierten PSI-Bereiche 1 bis 8. Probe GIK 23068-2, GKG, 0-1cm, Sinkgeschwindigkeitsverteilung auf Abb. 5.

5.2 Polare und subpolare Formen planktischer Foraminiferen

Einige Oberflächenproben aus dem Bereich des Europäischen Nordmeeres, der vom Norwegenstrom beeinflusst wird, zeigen eine auffällige Bimodalität ihrer PSI-Verteilungen (Abb. 6a).

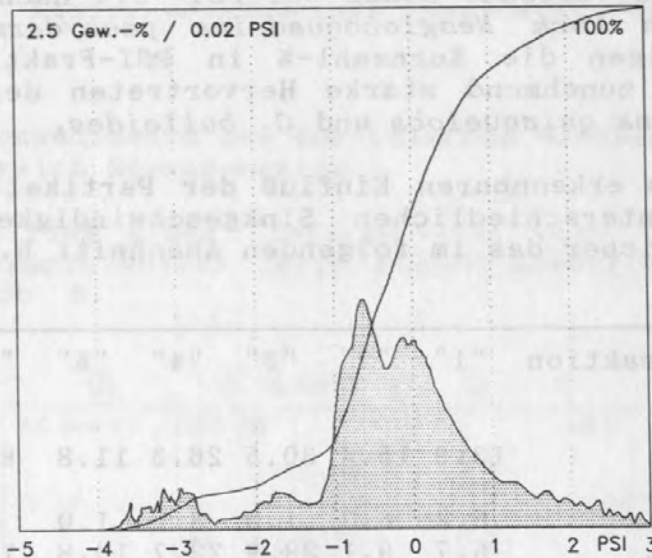


Abb. 6a: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 23057, GKG, 0-1 cm. Sedimentiert wurden 1.03 g der Fraktion > 0.063 mm bei 20.4°C , dispergiert und evakuiert nach Angaben in 4.2.

Von diesem Sediment wurde für Untersuchungen zur Beziehung zwischen Gehäusegröße und Sinkgeschwindigkeit mit einer auf 1.62 g/cm^3 eingestellten Natriumpolywolframat-Lösung ein Foraminiferenkonzentrat hergestellt (KACHHOLZ & HENRICH 1987). Die Sedimentationsanalyse dieses Konzentrats läßt die stark ausgeprägte Zweigipfligkeit der PSI-Verteilung noch deutlicher erkennen und zwar mit nur geringfügig veränderter Lage der Modalwerte auf der PSI-Achse (Abb. 6b).

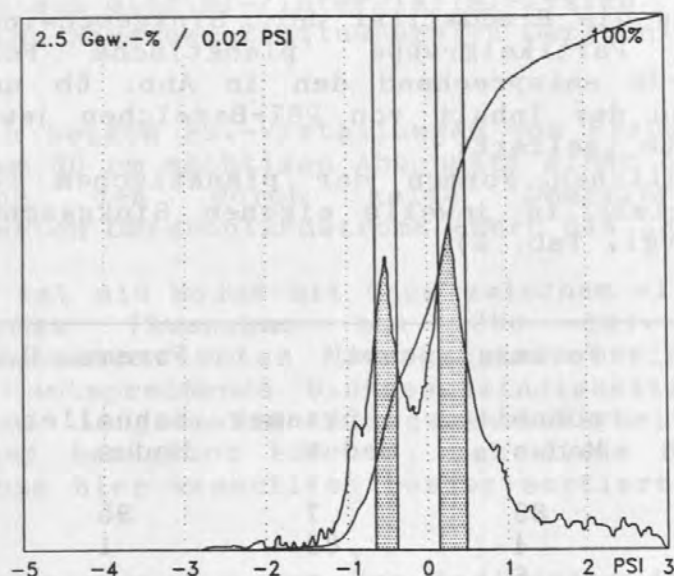


Abb. 6b: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 23057, GKG, 0-1 cm. Sedimentiert wurden 0.44 g eines Foraminiferen-konzentrats der Fraktion > 0.063 mm bei 21.4 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Die Ähnlichkeit der PSI-Verteilungen von Gesamtsediment und Foraminiferenkonzentrat ist auf den dominierenden Anteil an (planktischen) Foraminiferen dieses Sediments zurückzuführen. Nach den Auszählergebnissen an der Siebfraction 0.125- 0.25 mm ist das Sediment in dieser Korngrößenfraction zu 83 % aus planktischen Foraminiferen zusammengesetzt. Die PSI-Verteilung der Siebfraction 0.15-0.2 mm ist wiederum bimodal, jedoch liegen die beiden Modi hier vergleichsweise nahe beieinander (Abb. 6c).

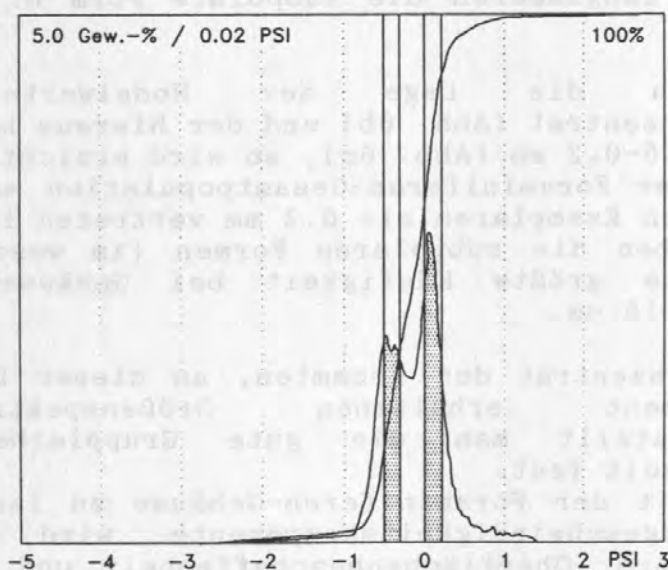


Abb. 6c: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Probe GIK 23057, GKG, 0-1 cm. Sedimentiert wurden 0.18 g der Fraktion 0.15-0.2 mm eines Foraminiferen-Konzentrats bei 21.1 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Zur Klärung, was die Bimodalität der Sinkgeschwindigkeitsverteilungen der Partikelgruppe 'planktische Foraminiferen' verursacht, wurde entsprechend den in Abb. 6b und c eingetragenen Grenzen der Inhalt von PSI-Bereichen jeweils um die beiden Modalwerte isoliert.

Die unterschiedlichen Formen der planktischen Foraminiferen kommen konzentriert in jeweils eigenen Sinkgeschwindigkeitsbereichen vor (vgl. Tab. 5).

	Forams, gesamt		Forams, 0.15-0.2 mm	
	schneller Modus	langsamer Modus	schneller Modus	langsamer Modus
<i>N. pachyderma</i>	88	7	95	9 ¹⁾
<i>G. quinqueloba</i>	4	89	1	88
<i>G. bulloides</i>	6	-	-	1
<i>Gl. glutinata</i>	1	1	1	2
benthische Forams	1	3	3	-
ausgezählte Gehäuse	198	229	284	174

1) überwiegend rechts gewundene, dünnschalige Gehäuse
N.=*Neogloboquadrina*, *G.*=*Globigerina*, *Gl.*=*Globigerinita*

Tab. 5: Komponentenanalyse (Kornzahl-%) separierter PSI-Bereiche. Probe GIK 23057, GKG, 0-1 cm. Sinkgeschwindigkeitsverteilungen auf Abb. 6 b und c.

Die schnellere Sinkgeschwindigkeitskomponente wird überwiegend von der kompakteren polaren Form *N. pachyderma* gebildet, während in der langsameren die subpolare Form *G. quinqueloba* dominiert.

Vergleicht man die Lage der Modalwerte in dem Foraminiferenkonzentrat (Abb. 6b) und der hieraus hergestellten Siebfraktion 0.15-0.2 mm (Abb. 6c), so wird ersichtlich, daß *N. pachyderma* in der Foraminiferen-Gesamtpopulation am häufigsten in etwas größeren Exemplaren als 0.2 mm vertreten ist. Demgegenüber haben die subpolaren Formen (im wesentlichen *G. quinqueloba*) die größte Häufigkeit bei Gehäusedurchmessern unterhalb von 0.15 mm.

Bereits beim Konzentrat des gesamten, an dieser Lokalität im Oberflächensediment erhaltenen Größenspektrums von Foraminiferen stellt man die gute Gruppierbarkeit nach Sinkgeschwindigkeit fest.

Die Zugehörigkeit der Foraminiferen-Gehäuse zu langsamer oder schneller Sinkgeschwindigkeitskomponente wird neben den Eigenschaften Form, Oberflächenbeschaffenheit und Dichte auch durch das Auftreten der beiden Planktonarten in unterschiedlichen Gehäusegrößen mitbeeinflusst.

5.3 Sedimente aus Glazial-/Interglazial-Zyklen im Europäischen Nordmeer-Einflußbereich Ostgrönlandstrom

Abb. 7a und b zeigen PSI-Verteilungen von Proben aus einem 70 cm sowie einem 50 cm mächtigen Abschnitt einer Sedimentfolge im Einflußbereich des durch kalte Oberflächenwassermassen charakterisierten Ostgrönlandstroms (Kern GIK 23353-5).

Sehr markant ist ein Modus mit Lage zwischen -1.5 PSI und -0.5 PSI ausgeprägt (Ausnahme bei 300 cm). Während bei Oberflächensedimenten unter Norwegenstrom-Beeinflussung (vgl. Abb. 5) die entsprechende Sinkgeschwindigkeitskomponente nur allmählich zu langsameren Sinkgeschwindigkeiten abnimmt - positiv schief bezüglich PSI -, ist diese Sinkgeschwindigkeitskomponente hier wesentlich besser sortiert und weitgehend symmetrisch.

Mit dem Separator wurden von den Sedimenten in Kerntiefe 350 cm, 290 cm, 190 cm und 170 cm Sinkgeschwindigkeitsfraktionen nach den auf Abb. 7 eingetragenen PSI-Grenzen abgetrennt. *N. pachyderma* sin. ist in den mit "F" gekennzeichneten Sinkgeschwindigkeitsbereichen dominierender Bestandteil (vgl. Tab. 6). Die subpolaren Formen wie *G. quinqueloba* und *G. bulloides*, die beträchtliche Anteile bei Sedimenten aus Norwegenstrom-beeinflußten Regionen haben (bis 50 Kornzahl-%), fehlen hier fast völlig, so daß es nicht zu der dort beobachteten allmählichen Abnahme in Richtung der langsameren Sinkgeschwindigkeiten kommt.



Probe 170 cm	-2.8 bis -2.2 PSI	-2.0 bis -1.3 PSI	-0.9 bis -0.7 PSI	-0.1 bis 0.1 PSI	0.4 bis 0.6 PSI	1.1 bis 1.5 PSI
benth. Foram.	-	0.32	/	0.17	-	-
plankt. Subpolar Foram. N.pachy. sin.	- 10.34	- 1.91	1.65 47.38	0.34 11.87	0.74 2.70	1.41 4.23
Quarz	44.83	79.94	43.25	78.57	84.05	82.29
Gesteinsbruch	34.48	15.61	5.51	6.97	10.67	10.87
vulkan. Material	-	-	0.28	-	0.12	-
Schwerminerale	-	0.96	1.18	0.51	0.37	0.60
Aggregate	10.34	0.96	-	-	-	-
Probe 190 cm	-3.0 bis -1.5 PSI	-1.0 bis -0.6 PSI	-0.3 bis 0.0 PSI	0.2 bis 0.5 PSI	0.8 bis 1.5 PSI	
benth. Foram.	0.41	0.16	-	0.15	0.12	
plankt. Subpolar Foram. N.pachy. sin.	1.63 7.13	1.89 78.08	1.24 31.78	2.59 16.03	0.75 3.73	
Quarz	72.30	16.74	51.01	57.40	77.02	
Gesteinsbruch	15.07	11.63	14.57	20.61	17.14	
vulkan. Material	2.24	-	0.46	0.46	-	
Schwerminerale	1.22	-	-	-	-	
Probe 290 cm	-2.5 bis -1.3 PSI	-0.6 bis -0.3 PSI	0.0 bis 1.0 PSI			
benth. Foram.	34.79	1.60	1.53			
plankt. Subpolar Foram. N.pachy. sin.	- 15.22	0.44 74.20	- 43.40			
Quarz	5.43	9.48	21.99			
Gesteinsbruch	7.61	1.31	2.29			
vulkan. Material	3.80	0.29	-			
Schwerminerale	-	0.29	-			
Aggregate	33.15	11.22	14.53			
Probe 350 cm	-2.3 bis -1.6 PSI	-1.15 bis -0.95 PSI	-0.4 bis 0.3 PSI	0.6 bis 0.9 PSI	1.1 bis 1.5 PSI	
benth. Foram.	4.78	-	1.14	0.92	0.32	
plankt. Subpolar Foram. N.pachy. sin.	- 13.65	0.96 84.36	3.86 13.29	2.07 7.83	3.88 10.35	
Quarz	48.46	12.32	63.86	80.88	75.73	
Gesteinsbruch	26.62	1.37	14.57	6.45	6.47	
vulkan. Material	1.37	0.27	-	-	-	
Schwerminerale	3.07	0.41	0.71	-	-	
Aggregate	0.68	0.14	-	-	-	

Tab. 6: Auszählergebnis (Kornzahl-%) der PSI-Komponenten ausgewählter Proben der Profile von Abb.7 (veränd. aus JÜNGER 1990).

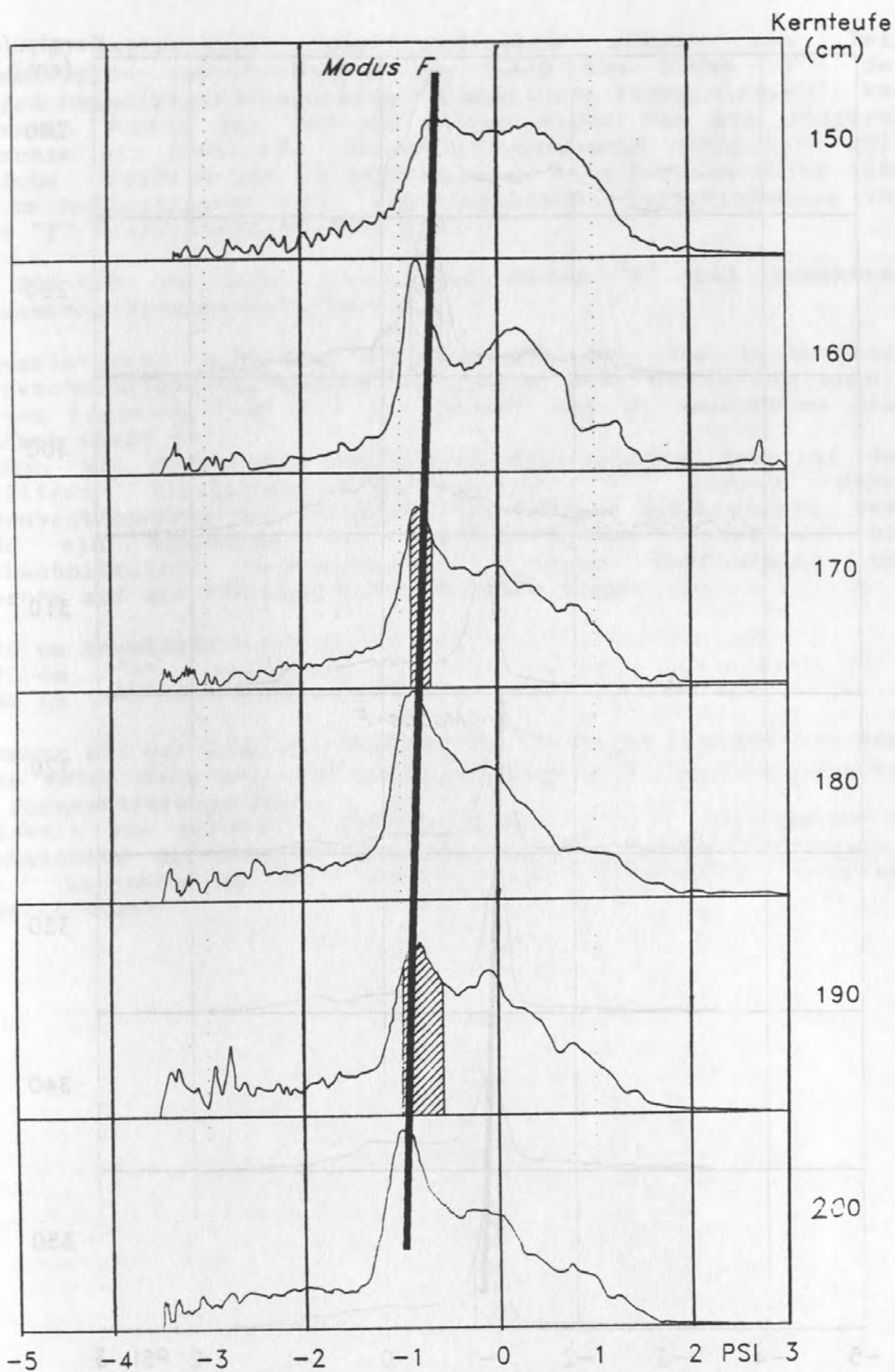


Abb. 7a: Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Proben 150-200 cm Tiefe von Kern GIK 23353-5. Sedimentiert wurden jeweils ca. 0.5 g der Fraktion > 0.063 mm bei ca. 21°C , dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

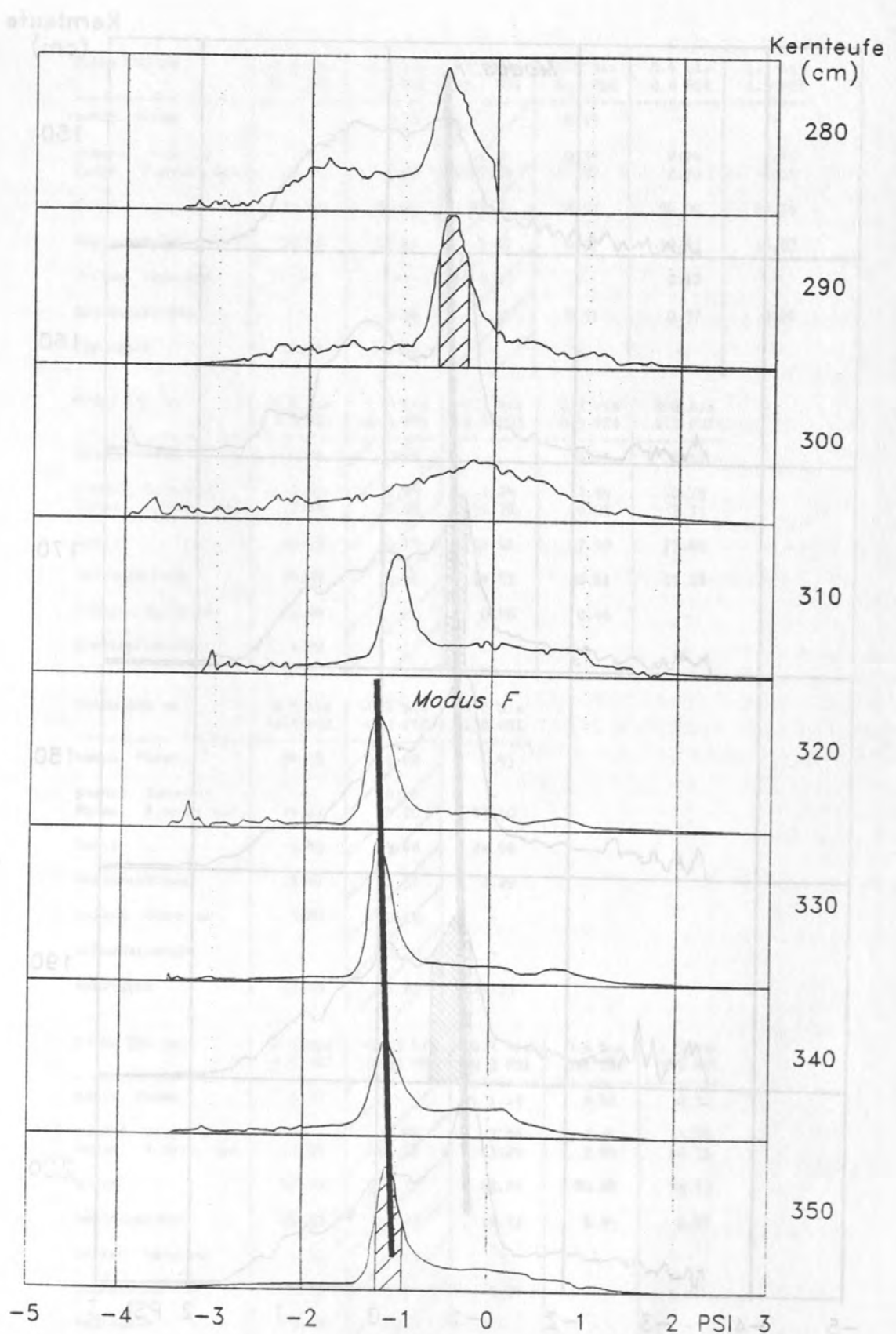


Abb. 7b: Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Proben 280-350 cm Tiefe von Kern GIK 23353-5. Sedimentiert wurden jeweils ca. 0.5 g der Fraktion > 0.063 mm bei ca. 21°C , dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Die PSI-Verteilungen der Sedimente zeigen zum Teil systematische Verschiebungen der Lage von Modus "F", der Sinkgeschwindigkeitskomponente "Planktische Foraminiferen". Von langsamen Werten bei 350 cm rücken diese für die jüngeren Sedimente bis Kerntiefe 320 cm in zunehmend schnellere PSI-Bereiche. Oberhalb 320 cm sind dagegen beim Kernabschnitt 350-280 cm beträchtliche aber unsystematische Verschiebungen von Modus "F" festzustellen (Abb. 7b).

Von 200-150 cm (Abb. 7a) liegt Modus "F" bei zunehmend langsamerer Sinkgeschwindigkeit.

Formvariationen scheiden als Ursache für die beobachtete Sinkgeschwindigkeitsänderung weitgehend aus, da in dem untersuchten Sediment fast nur die polare Art *N. pachyderma* sin. vorkommt (Tab. 6).

An dem, mit Hilfe des Separators abgetrennten Material des jeweiligen Sinkgeschwindigkeitsmodus "F" wurden daher Größenbestimmungen der Foraminiferen-Gehäuse durchgeführt. Dazu wurde ein Binokular mit Maßstab-Okular verwendet. Die durchschnittliche Gehäuse-Größe (größter Durchmesser bei Lagerung auf der Mündungsseite) beträgt danach bei

- 350 cm Kerntiefe 0.30 mm,
- 170 cm "- 0.28 mm,
- 290 cm "- 0.24 mm.

Zusammen mit der Lage des jeweiligen "F"-Modus entlang der PSI-Achse weist dies auf die größengesteuerte Sinkgeschwindigkeit der Foraminiferengehäuse.

Inwieweit die gefundene Größenänderung von *N. pachyderma* in Zusammenhang mit dem Wechsel Glazial-/Interglazialer Klima-, resp. Lebensbedingungen steht, ist Gegenstand weiterer Untersuchungen.

5.4 Materialauslese beim Sedimenttransport

In einer Versuchsreihe wird der Transport von Sedimentpartikeln durch eine Wasserströmung (Strömungskanal) in Abhängigkeit von der Sinkgeschwindigkeit der Partikel untersucht.

Dazu wurde Material von 15 Siebkorngrößenfraktionen (1/3 PHI-Abstände von 0.063 bis 2 mm) des Ausgangs- sowie von vier Stadien (90-115) des Strömungskanal-Versuchs mit der Sedimentationswaage analysiert.

Das verwendete Sediment ist ein Schmelzwassersand mit einem weiten Korngrößen- und Sinkgeschwindigkeitsspektrum und neben Quarz als Hauptbestandteil aus biogenem Karbonat (häufig Bryozoen-Bruchstücke) sowie accessorisch aus Schwermineralen zusammengesetzt.

Die Sinkgeschwindigkeitsverteilungen der Fraktion 0.5-0.63 mm sind mit Abb. 8 wiedergegeben. Deutlich sind für das strömungstransportierte Sediment die Modalwerte in Richtung langsamerer Sinkgeschwindigkeit verschoben (nach rechts).

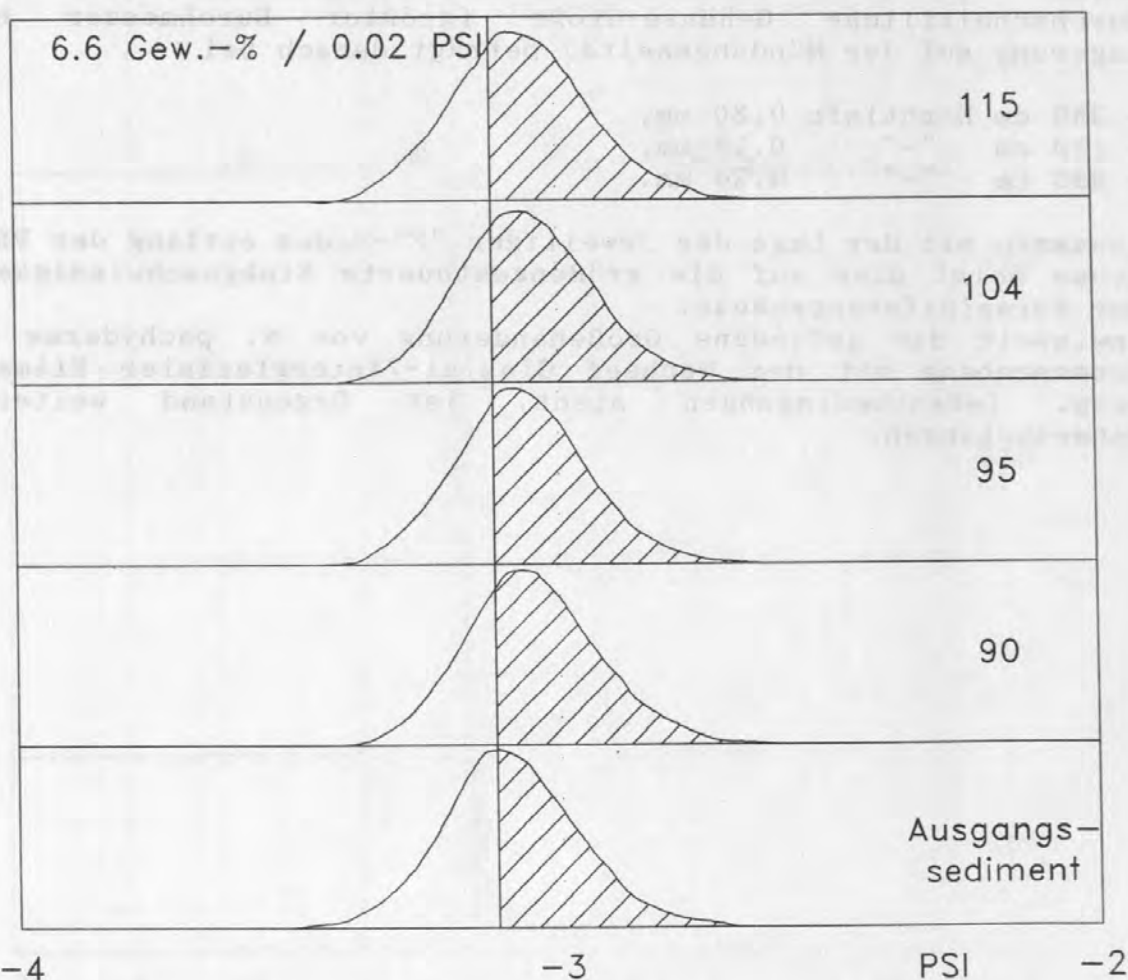


Abb. 8: Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Fraktion 0.5-0.63 mm eines Schmelzwassersandes: Ausgangssediment und Material der vier aufeinanderfolgenden Stadien (95-115) des Versuchs zur Transportsonderung im Strömungskanal. Sedimentiert wurden jeweils ca. 3.5 g bei 21.2-25.4 °C. Sinkgeschwindigkeit normalisiert auf 24 °C. Dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Die am Ausgangssediment und dem transportierten Material bestimmten Karbonatgehalte in den verschiedenen Korngrößenbereichen (Abb. 9) zeigen, daß beim Transport die porösen karbonatischen Sedimentbestandteile angereichert worden sind.

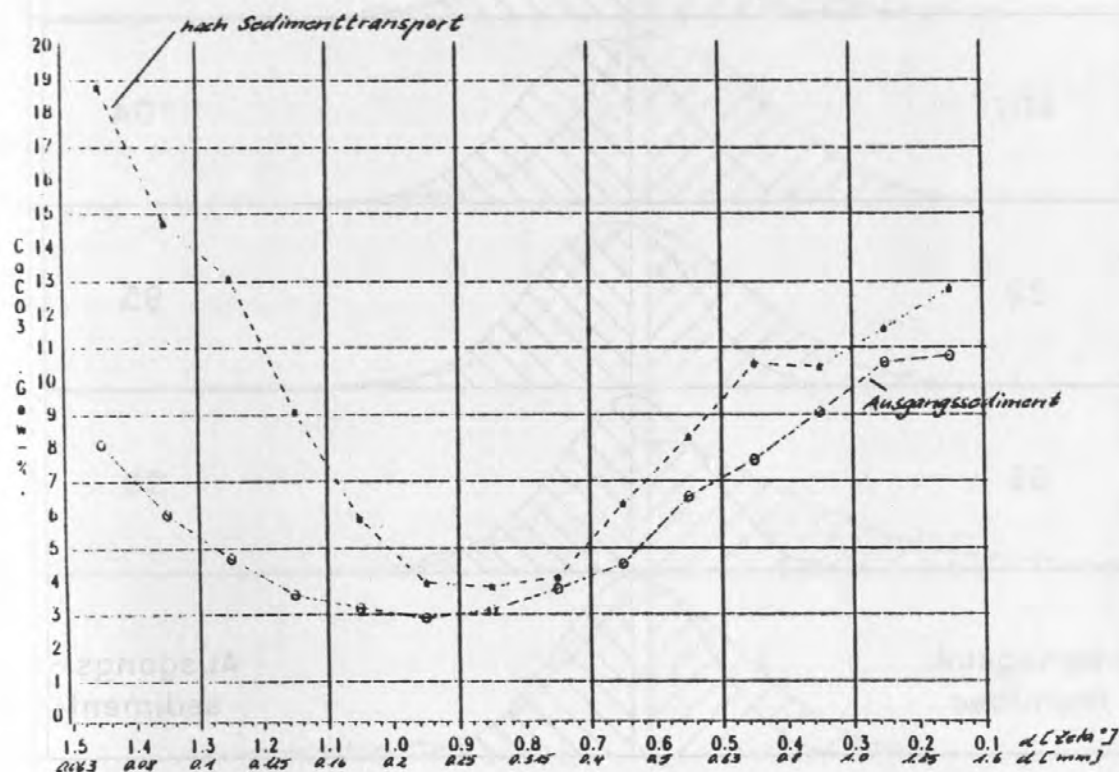


Abb. 9: Karbonatgehalt der verschiedenen Korngrößenfraktionen von Ausgangssediment und transportiertem Sediment (Versuchsstadium 95).

Im Bereich mittlerer Korngrößen sind die Karbonatgehalte minimal und ein bevorzugter Abtransport der leichter mobilisierbaren porösen karbonatischen Partikel ist nur von geringer Bedeutung. Außerdem sind sämtliche Partikel dieses Korngrößenbereichs durchweg gut gerundet, so daß auch dieses Merkmal nicht eine Auslese leichter beweglicher und langsam sinkender Partikel begünstigt.

Dementsprechend zeigen auch die Sinkgeschwindigkeitsverteilungen von Ausgangssediment und transportiertem Sediment allenfalls sehr geringe Unterschiede in der Lage des Modalwerts (Abb. 10).

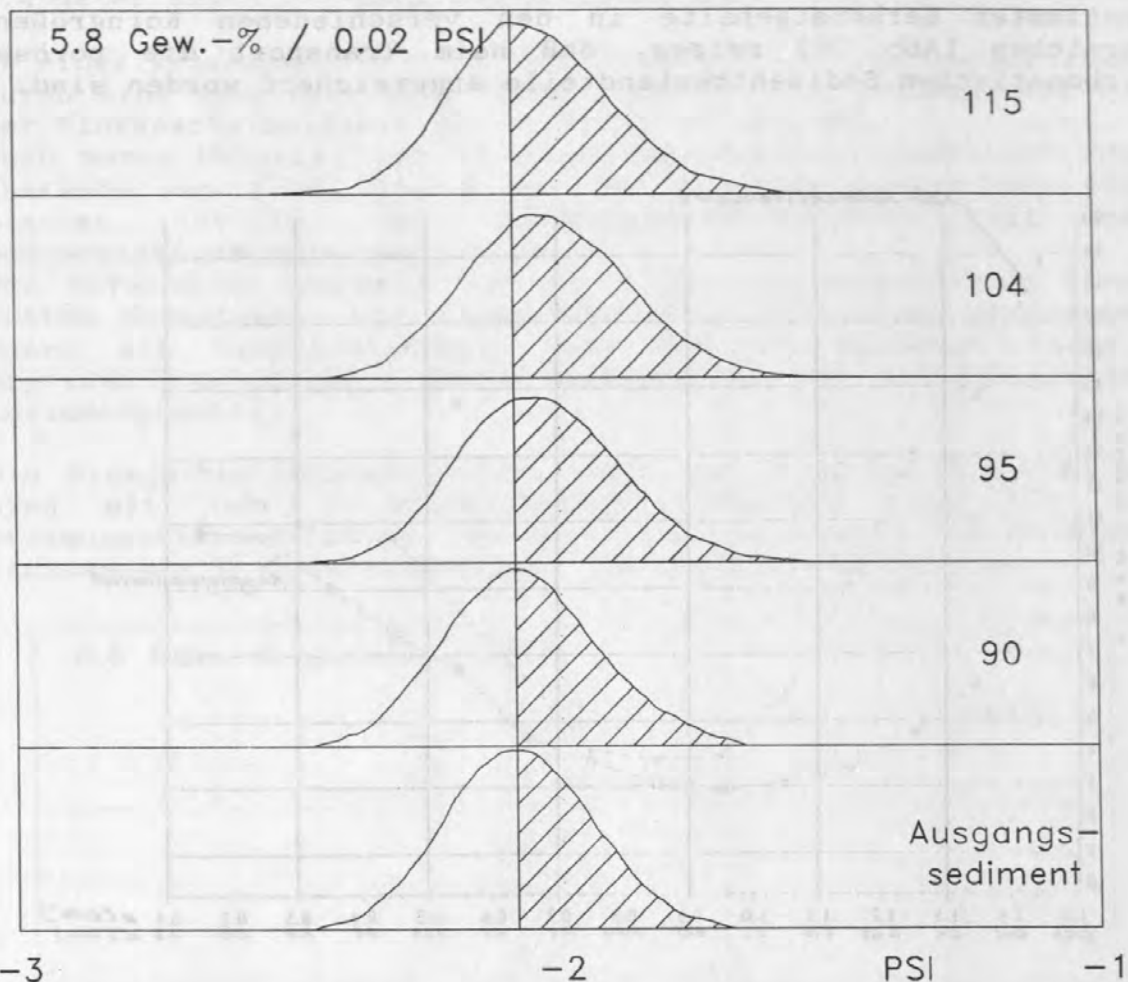


Abb. 10: Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Fraktion 0.25-0.315 mm eines Schmelzwassersandes: Ausgangssediment und Material der vier aufeinanderfolgenden Stadien (90-115) des Versuchs zur Transportsonderung im Strömungskanal. Sedimentiert wurden jeweils ca. 1 g bei 21.3-25.4 °C. Sinkgeschwindigkeit normalisiert auf 24 °C. Dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Für feinkörnige Partikel findet beim Transport ebenfalls eine Sonderung nach im Sediment enthaltenen Material statt.

Neben dem hier ebenfalls wirksamen bevorzugten Transport karbonatischer Komponenten (vgl. Abb. 9) ist an den Sinkgeschwindigkeitsverteilungen eine deutliche Änderung der Schiefe nach dem Transport zu erkennen (Abb. 11). Während beim Ausgangssediment ein allmähliches Auslaufen ('tail') im schnellen Randbereich der Verteilung vorhanden ist, zeigt demgegenüber das transportierte Material ein allmähliches Auslaufen der Verteilung zur langsamen Seite.

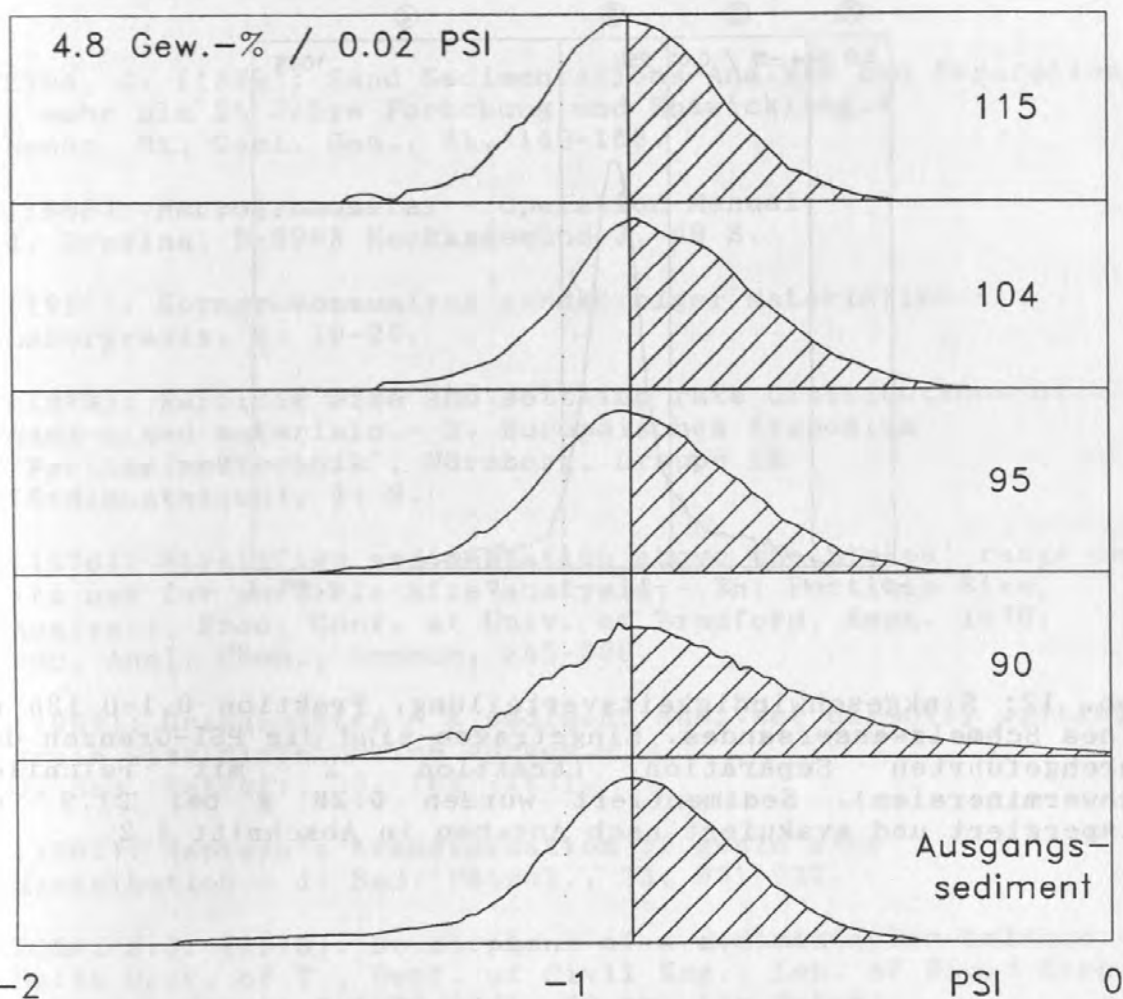


Abb. 11: Sinkgeschwindigkeitsverteilungen, Fraktion 0.125-0.16 mm eines Schmelzwassersandes: Ausgangssediment und Material der vier aufeinanderfolgenden Stadien (90-115) des Versuchs zur Transportsonderung im Strömungskanal. Sedimentiert wurden jeweils ca. 0.2 g bei 21.4-25.6 °C. Sinkgeschwindigkeit normalisiert auf 24 °C. Dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

Die mit dem Separator isolierte Sinkgeschwindigkeitsfraktion im Bereich des schnellen 'tail' der benachbarten Fraktion 0.1-0.125 mm (Abb. 12) enthält überwiegend Schwerminerale, die wahrscheinlich durch ihr "Liegenbleiben" zu der beobachteten Schiefe-Entwicklung der feinsandgroßen Partikel beim Transport sorgen.

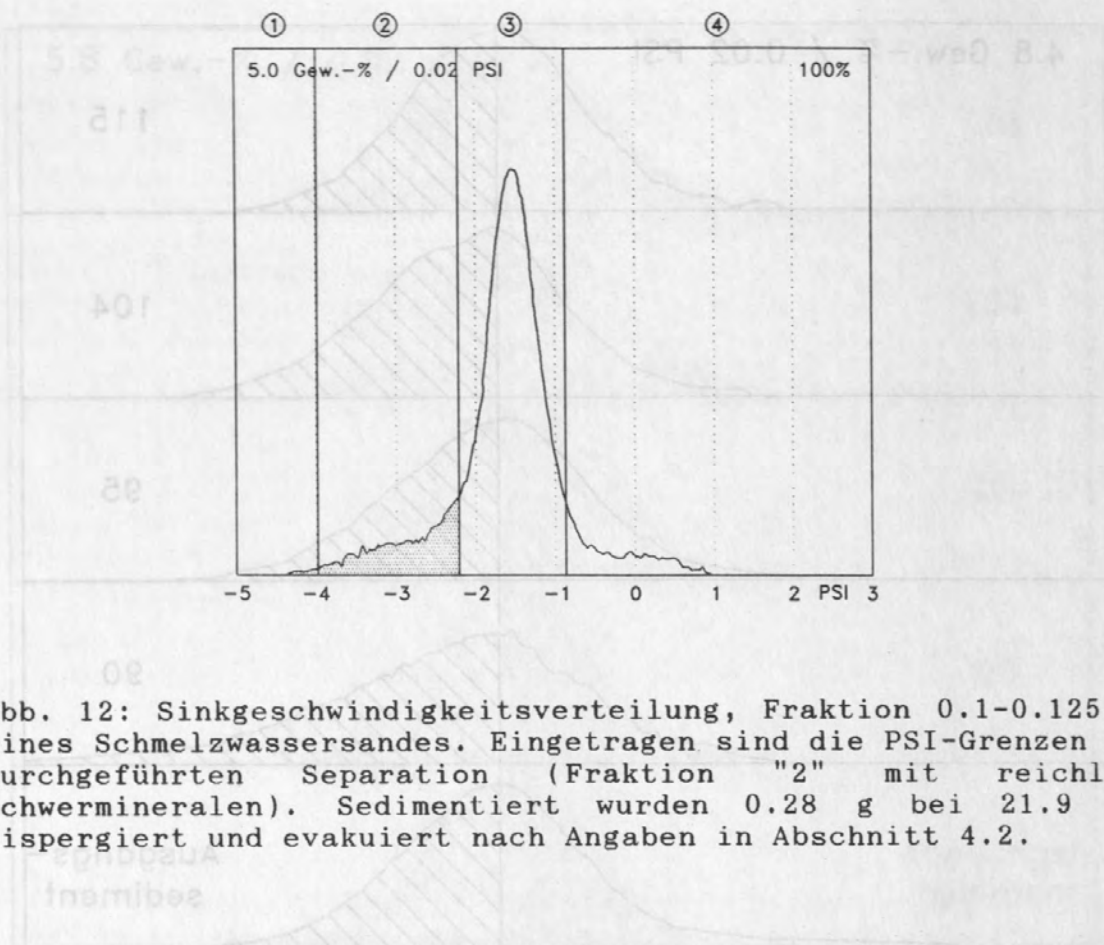


Abb. 12: Sinkgeschwindigkeitsverteilung, Fraktion 0.1-0.125 mm eines Schmelzwassersandes. Eingetragen sind die PSI-Grenzen der durchgeführten Separation (Fraktion "2" mit reichlich Schwermineralen). Sedimentiert wurden 0.28 g bei 21.9 °C, dispergiert und evakuiert nach Angaben in Abschnitt 4.2.

6. Literatur

- BREZINA, J. (1989): Sand Sedimentations-Analyse und Separation
- mehr als 25 Jahre Forschung und Entwicklung.-
Nachr. Dt. Geol. Ges., 41, 149-153.
- (1986): Macrogranometer - Operation Manual.-
J. Brezina, D-6903 Neckargemünd-3, 49 S.
 - (1980): Korngrößenanalyse sandkörniger Materialien.-
Laborpraxis, 4, 18-26.
 - (1979): Particle size and settling rate distributions of
sand-sized materials.- 2. Europäisches Symposium
"Partikelmeßtechnik", Nürnberg, Gruppe 1E
(Sedimentation), 44 S.
 - (1970): Stratified sedimentation above the Stokes' range and
its use for particle size analysis.- In: Particle Size
Analysis, Proc. Conf. at Univ. of Bradford, Sept. 1970,
Soc. Anal. Chem., London, 255-266.
 - (1969): Granulometer - a sediment analyser directly writing
grain size distribution curves.-
J. Sed. Petrol., 39, 1627-1631.
 - (1963): Kapteyn's transformation of grain size
distribution.- J. Sed. Petrol., 33, 931-937.
- GELDORF, H.J. (1978): Development of a sedimentation balance.-
Delft Univ. of T., Dept. of Civil Eng., Lab. of Fluid Mech.,
Internal Report R 1978/02/L, 60 pp. (in Dutch).
- GELDORF, H.J. & SLOT, R.E. (1979): Settling tube analysis of
sand.- Delft Univ. of T., Dept. of Civil Eng., Lab. of Fluid
Mech., Internal Report 4/1979, 31 pp.
- JÜNGER, B. (1990): Zur paläo-ozeanographischen Entwicklung der
Islandsee während der letzten 360 000 Jahre
(Sedimentologische Untersuchungen am Kern 23353-2/5).-
Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel.
- KACHHOLZ, K.D. & HENRICH, R. (1987): Verschiedene Experimente
mit der Sedimentationswaage.-
Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 20 S.
- KOMAR, P.D. & CLEMENS, K.E. (1986): The relationship between a
grain's settling velocity and threshold of motion under
unidirectional currents.- J. Sed. Petrol., 56, 258-266.
- KUENEN, Ph.H. (1968): Settling convection and grain-size
analysis.- J. Sed. Petrol., 38, 817-831.

- LACKSCHEWITZ, K.S. & OEHMIG, R. & WALLRABE-ADAMS, H.-J. (subm.)
Der aktive mittelozeanische Rücken als Sedimentationsraum -
Zusammensetzung und Dynamik der Sedimente am Kolbeinsey-
Rücken (N' Island).-
- MAY, J.P. (1981): CHI (X): A proposed standard parameter for
settling tube analysis of sediments.-
J. Sed. Petrol., 51, 607-610.
- MIDDLETON, G.V. (1967): Experiments on density and turbidity
currents.- 3. The deposition of sediment: Canadian Jour.
Earth. Sci., 4, 475-505.
- REED, W.E. & LE FEVER, R. & MOIR, G.J. (1975): Depositional
interpretation from settling velocity (PSI) distributions.-
Bull. Geol. Soc. Amer., 86, 1321-1328.
- SANFORD, R.B. & SWIFT, D.J.P. (1971): Comparison of sieving and
settling techniques for size analysis, using a BENTHOS Rapid
Sediment Analyzer.- Sedimentology, 17, 257-264.
- SENGUPTA, S. & VEENSTRA, H.J. (1968): On sieving and settling
techniques for sand analysis.- Sedimentology, 11, 83-98.
- STENHOUSE, J.I.T. (1967): Settling of particles in dilute
suspensions.- Filtration and Separation, Purley (U.K.),
4, 477-483.
- THACKER, W.C. & LAVELLE, J.W. (1978): Stability of settling of
suspended sediments.- Physics of Fluids, 21, 291-292.
- THACKER, W.C. & LAVELLE, J.W. (1977): Two-phase flow analysis
of hindered settling.- Physics of Fluids, 20, 1577-1579.
- THIEDE, J. & CHRISS, T. & CLAUSON, M. & SWIFT, S.A. (1976):
Settling tubes for size analysis of fine and coarse
fractions of oceanic sediments.- School of Oceanography,
Oregon State Univ., Corvallis, OR 97331, Ref. 76-8, 87 pp.
- WALGER: Korngrößenanalyse mit der Sedimentationswaage.-
Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Kiel, 6 S.

Beobachtungen zum Sedimenttransport am Schelfrand südwestlich der Lofoten

F. Werner, K.-D. Kachholz & G. Unsöld

Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Kiel

Zusammenfassung

Sedimentologische und profilierende akustische Untersuchungen am Schelfrand im Gebiet zwischen Vöringplateau und Lofoten sollten dem Problem von Sedimentherkunft und -abtransport in die Tiefsee nachgehen. Sand wird am oberen Kontinentalhang im Einflußbereich des Norwegenstroms bewegt, wie junge (geringmächtige) Sandauflagen und großskalige Sohlformen in sonographischen Aufnahmen belegen. Diese treten allerdings auf dem unterernährten Hang nur an topographisch ausgezeichneten Stellen verstärkter Strombündelung auf. Für hangnormale Transportbahnen fanden sich im gesamten untersuchten Gebiet nur an zwei Stellen gewisse Anzeichen, die sich aber gerade oberhalb von Zonen hoher Sedimentakkumulation befinden, für die in anderem Zusammenhang Transport durch ablaufendes kaltes Winterwasser postuliert wurde.

Die Korngrößenverteilung von Proben am äußeren Schelf und oberen Kontinentalhang zeigt eine ziemlich einheitliche, gutsortierte Fein-bis Mittelsandkomponente mit nur geringem Feinkornanteil. Lediglich im Bereich der durch Strombündelung ausgezeichneten Rostbanken ist sie mehr zum Mittelsand hin verschoben. Im übrigen zeigen Photoaufnahmen dort durch teilweise vorliegende Kiesabpflasterung und durch Kiesstreifen, daß gelegentlich auch der Transport von Körnern bis Mittelkiesgröße möglich ist. Die Richtung und Verbreitung von Megarippen und Kometenmarken zeigen die Ablenkung des Norwegischen Küstenstroms zum Schelfrand hin bei gleichzeitiger Intensivierung durch die topographischen Einflüsse.

Für Feinmaterial, das zum Hang abtransport werden kann, sind folgende Quellen denkbar: die als Hauptkomponenten der Sandfraktion beobachteten, gerundeten Silt-Tonsteine und Biogenkarbonate sowie stellenweise nahe der Oberfläche anstehende Tille und ältere feinklastische Sedimente. Über die Ergiebigkeit dieser Quellen lassen sich gegenwärtig kaum quantitative Angaben machen.

Einleitung

Unseren Untersuchungen lagen vor allem zwei Fragestellungen zugrunde: Erstens, inwieweit sich auf dem äußeren Schelf Hinweise auf Herkunft und Transportintensität der Sedimente finden lassen und zweitens, ob sich am Kontinentalhang aus Bodenformen Anzeichen für hangabwärts gerichteten Sohltransport ergeben würden an dem in unserem Gebiet nicht durch Canyons zerschnittenen Hang. Diese Fragen stellten sich im Zusammenhang mit den am mittleren Kontinentalhang vorgefundenen Gebieten mit außergewöhnlich hoher Sedimentakkumulation (vgl. Rumohr, Mskr., Blaume,

dieser Band), bei der periodische Hangabwärtsströmungen eine Rolle spielen sollten.

Die verfolgte Strategie war dabei

- mit Hilfe von Seitensichtsonar-Profilen entlang des oberen Kontinentalhangs nach hangabwärts gerichtete Transportbahnen und sonstigen Anzeichen für Sedimenttransport zu suchen;
- anhand von hochauflösenden Seitensichtsonaraufnahmen, Unterwasserphotos und Probenentnahmen in Stichproben auf dem Schelf Hinweise auf Richtung und Intensität des Sedimenttransports zu erhalten;
- durch Analyse von längeren Sedimentkernen aus Senken des äußeren Schelfs die Geschichte des Sedimenttransportes seit der letzten Glazialperiode zu rekonstruieren.

In der vorliegenden Arbeit wird besonders über die erstgenannten Punkte berichtet. Aus den Ergebnissen von Høltedahl & Bjørkli (1982) und von Løfald & Røkoengen (1980) am mittelnorwegischen Schelf sowie von Vorren et al. (1983, 1984) im nordnorwegischen Gebiet darf aus Analogieschlüssen angenommen werden, daß der äußere Schelf auch im Gebiet des Traendjupets/Røstbanken (Abb. 1) nach 12000 v. h. eisfrei war. Die Voruntersuchung der Kerne aus den südwestlich der Lofoten liegenden flacheren Senken des Vester- und Kvalnesdjupet deuten an, daß die Verhältnisse hier tatsächlich ähnlich sind. Die Feinsedimente scheinen vorwiegend älter als Holozän sein, das mit einer verstärkten Sandschüttung verbunden ist. Die für das Holozän leitende benthische Foraminiferenart Trifarina angulosa wurde nur in den obersten beiden Dezimetern gefunden.

Methodik

Für die Seitensichtsonarprofile im tieferen Wasser (bis 600 m Wassertiefe) stand ein Tiefschleppsonar (EG&G Modelle 990/996/260), für die Bereiche auf dem Schelf ein hochauflösendes (500 kHz Sonarfrequenz) System (KLEIN, Modell 525) zur Verfügung. Zur Zeit der Aufnahmen standen allerdings nur ca. 1500 m Kabellänge für das Tiefschleppsonar zur Verfügung, so daß (bei den erforderlichen Schleppgeschwindigkeit um 3 Knoten) die maximalen Wassertiefen bei 5-600 m lagen.

Für Unterwasserphotos wurde ein System von BENTHOS an einem eigens dafür gebauten Gestell eingesetzt. Für die Probenentnahme standen ein Vibrokergerät, ein Kiesgreifer, der speziell zur Entnahme von grobkörnigen Sedimenten entwickelt wurde, ein Kastengreifer sowie ein Schwerelot zur Verfügung.

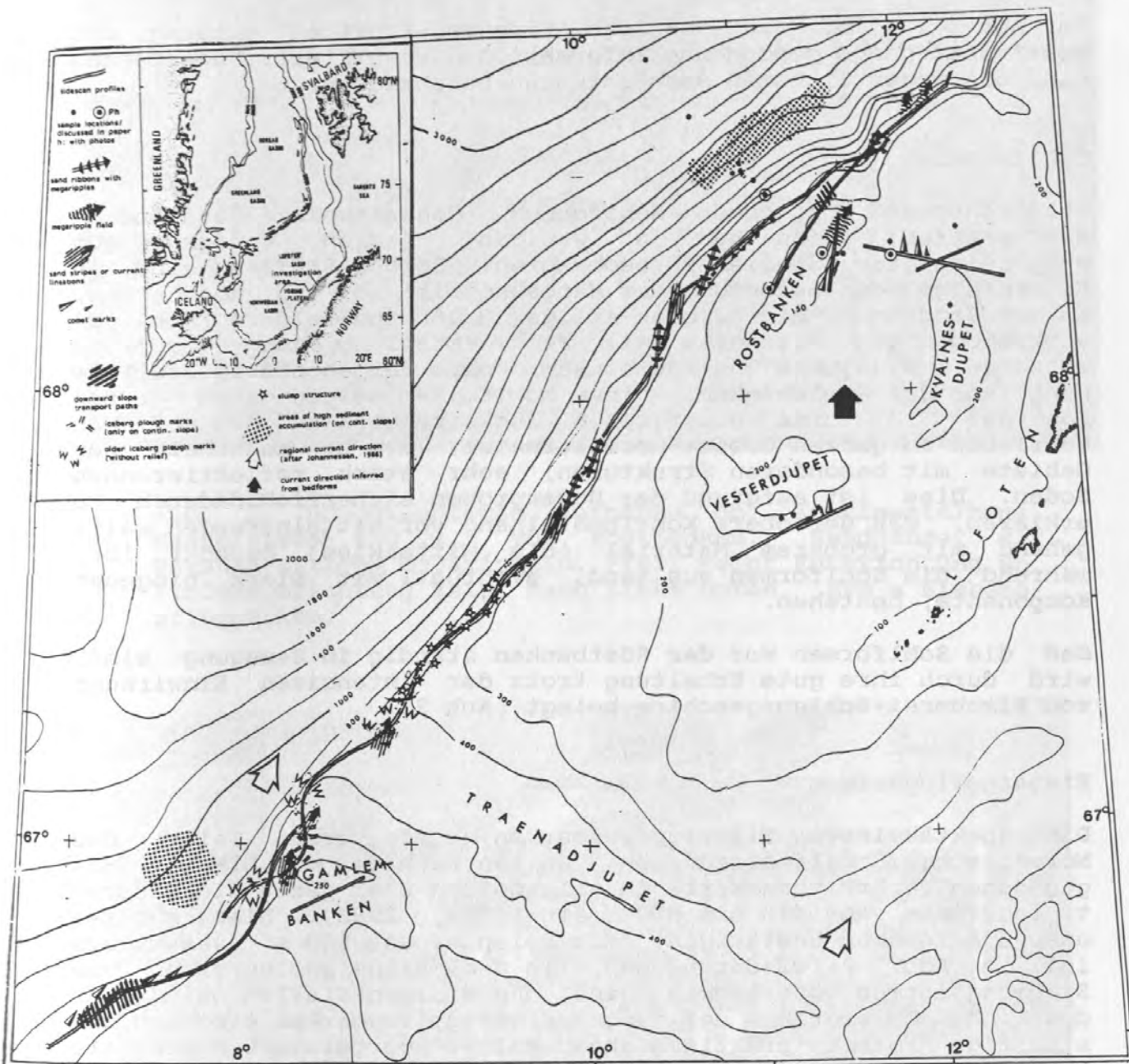


Abb. 1. Karte des Untersuchungsgebiets mit Bathymetrie, Profilen und Stationen sowie kompilierten Bodenformen aus Sonographien.

Ergebnisse

1) Bodenformen am oberen Kontinentalhang

In Abb. 1 sind die auf den Sidescan-Profilen entlang des Kontinentalhangs gewonnenen Informationen kompiliert. Nachstehend sind die wesentlichsten Beobachtungen beschrieben.

Sohlformen

Sandtransport anzeigende Sohlformen (Megarippeln, Sandbänder, Sandstreifen) sind nur an wenigen, jedoch topographisch ausgezeichneten Stellen zu beobachten. Solche Stellen sind in Reihenfolge der Bedeutung der Hangabschnitt vor der Röstbanken, an dem Sandbänder mit Barchan-artigen Großrippelfeldern (Abb. 2) vorkommen, ein Abschnitt mit Hangversteilung und -vorsprung zwischen Traendjupet und Röstbanken, sowie der ebenfalls steilere Hang vor der Gamlebanken. Diese Sohlformen zeigen einen großen Kontrast in ihrer akustischen Rückstreuung zu dem auf den Schrieben im ganzen Gebiet normalerweise, d. h. außerhalb der Gebiete mit besonderen Strukturen, sehr stark reflektierenden Boden. Dies ist aufgrund der Bodenproben sicherlich dadurch zu erklären, daß der obere Kontinentalhang vor Mittelnorwegen weitgehend mit groberem Material (bis Mittelkies) bedeckt ist, während die Sohlformen aus Sand, eventuell mit stark biogener Komponente, bestehen.

Daß die Sohlformen vor der Röstbanken ständig in Bewegung sind, wird durch ihre gute Erhaltung trotz der intensiven Einwirkung von Fischerei-Schleppgeschirr belegt (Abb 3).

Eisbergpflugmarken

Die spektakulären Eisbergpflugmarken, die große Teile des Norwegischen Schelfes bedecken, halten nach der von LIEN (1983) gegebenen Verbreitungskarte im allgemeinen sehr genau die Wassertiefengrenze von 450 bis 500 m ein (LIEN, 1983). Dies konnten unsere Aufnahmen bestätigen. Ein Beispiel aus 400 m Wassertiefe ist in Abb. 4 wiedergegeben, in dem Eisbergpflugmarken von Strömungsformen überlagert sind. An einigen Stellen sind der deutlichen Untergrenze der jungen Eisbergpflugmarken fleckige und streifige Formen praktisch ohne Relief vorgelagert, die als rudimentäre, eingeebnete Relikte einer älteren Generation von Eisbergpflugmarken gedeutet werden (Abb. 5).

Rutschungen

In dem untersuchten Hangabschnitt kommt lediglich ein ausgedehntes Rutschungsgebiet vor, das von Bugge (1983) beschrieben wurde. Seine innere Struktur zeigt ein weitgehend chaotisches, wenn auch räumlich differenziertes Bild von Sedimentblöcken und -schollen verschiedener Größenordnung (Abb. 6).

Zu bemerken ist jedoch eine negative Evidenz: es finden sich keine Strömungsmarken in Begleitung der Rutschungsstrukturen.

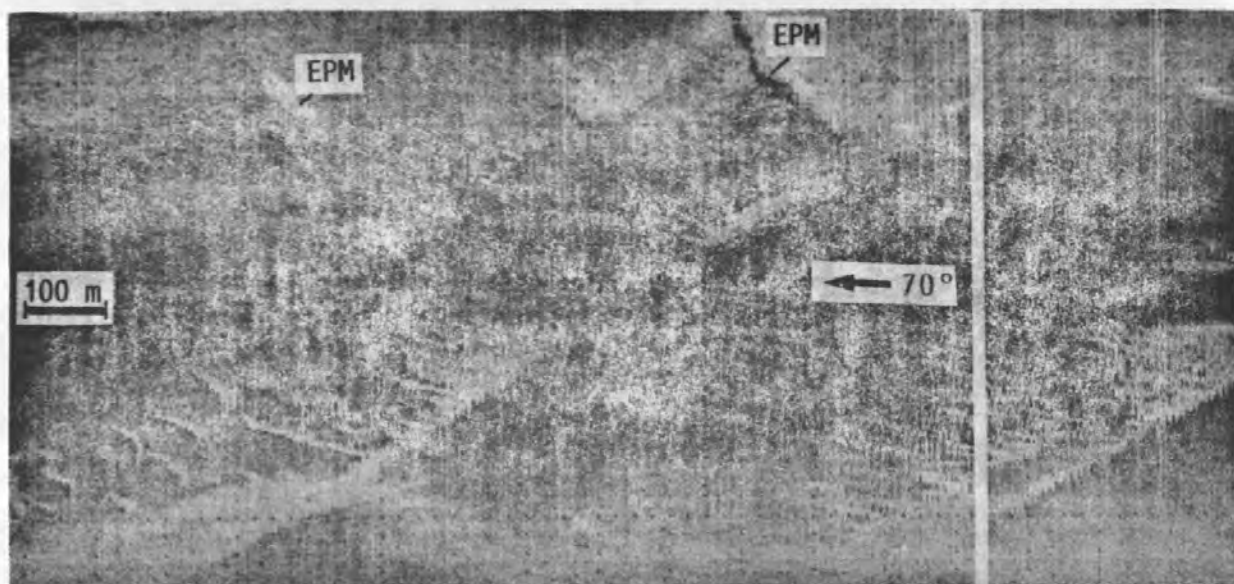


Abb. 2. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe 550 m, vor Röstbanken. Sandbänder mit Barchan-artigen Megarippeln. Pfeil zeigt Kursrichtung an, Strömungsrichtung zeigt nach links unten. EPM = Eisbergpflugmarken.

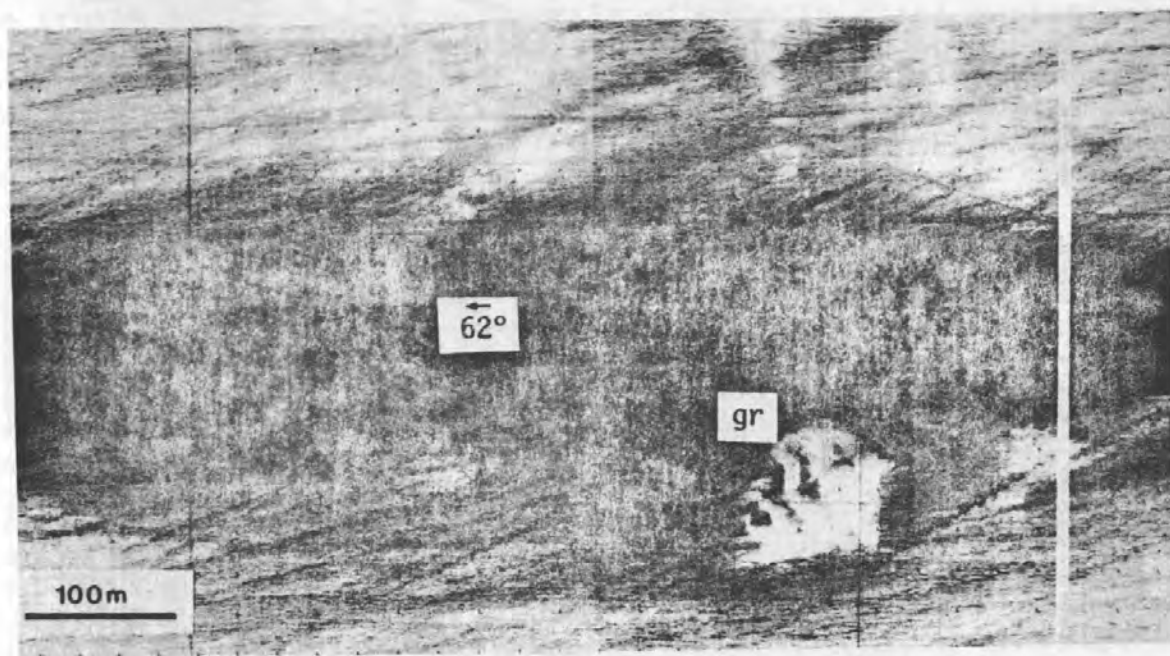


Abb. 3. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe 420 m, nördlich Röstbanken. Kleines Megarippelfeld (gr), auf dichtgescharten Schleppspuren (schmale dunkle Streifen) aufsitzend. Helle Sandflächen (wahrscheinlich ursprünglich Sohlformen) durch Schleppspuren zerstört. Strömungsrichtung nach Megarippeln: N30° bis 40°E.

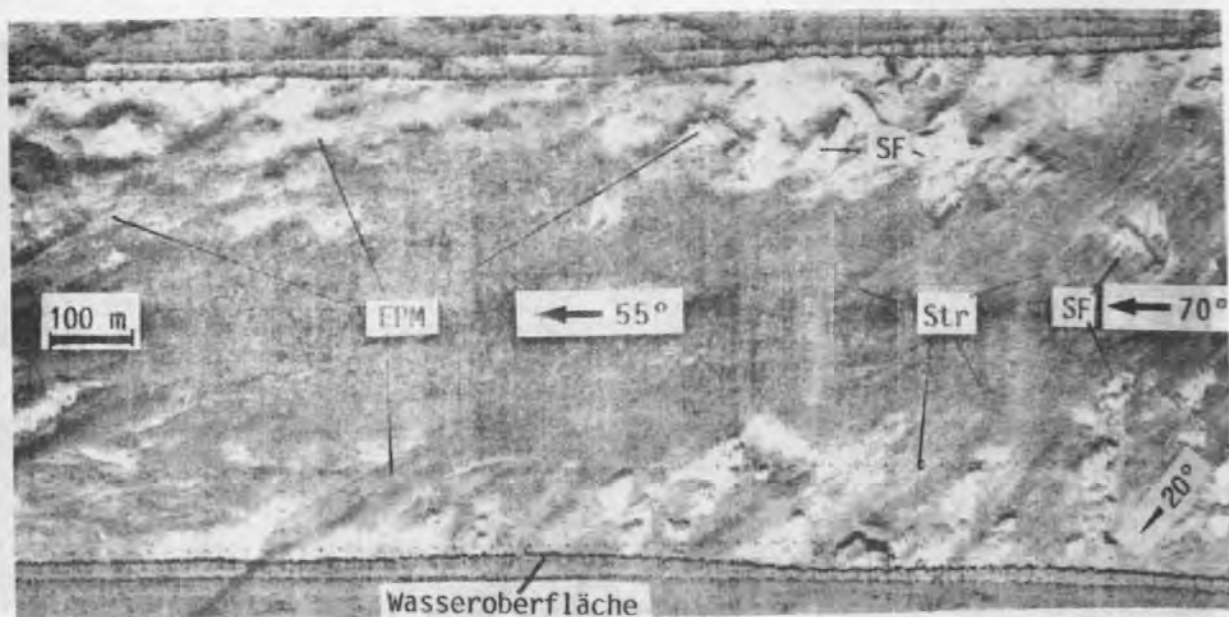


Abb. 4. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe ca. 340 m, vor Gamlembanken. Eisbergpflugmarken (EPM), durch Strömungseinfluß etwas verwaschen und von strömungsparallelen Sandstreifen (Str) und Sandfahnen (SF) hinter Auftragungen überprägt. Strömungsrichtung N20°E. Das Bodenprofil (Echogramm-artig) ist in dem Streifen oberhalb der Sonographie zu sehen.

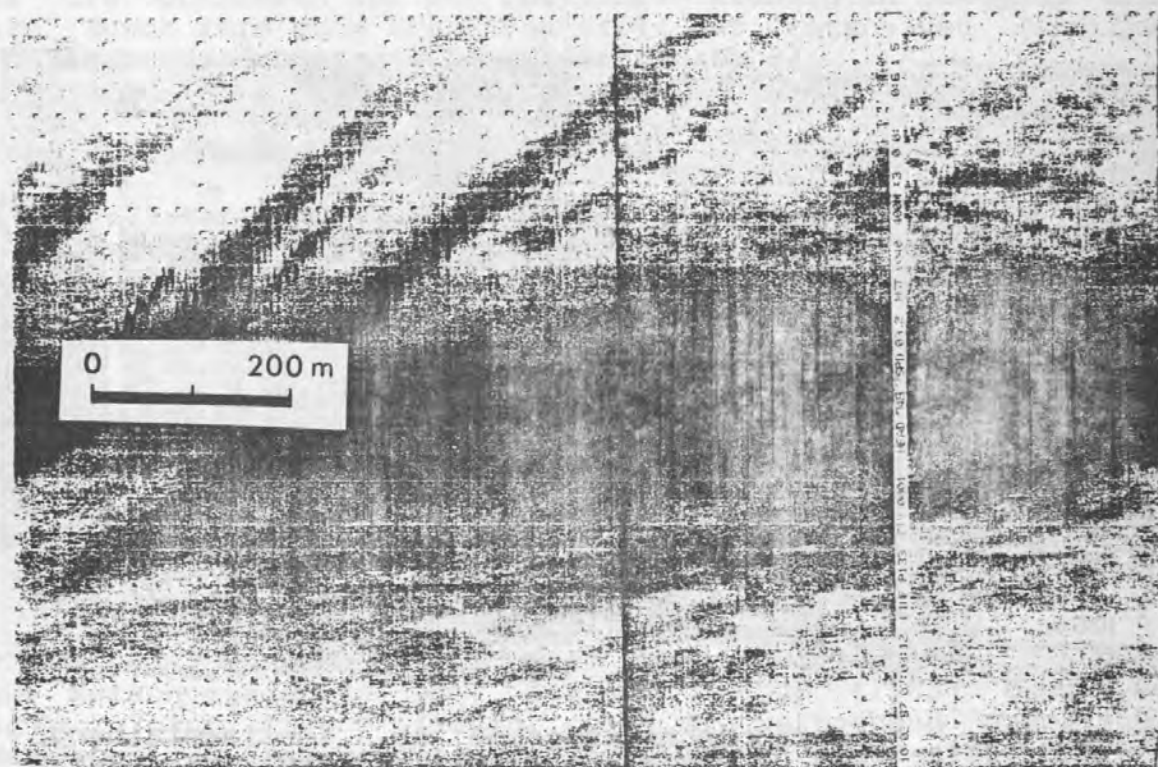


Abb. 5. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe ca. 550 m, südlich Ausgang des Traendjupet. Fleckige und streifige Bodenformen ohne deutliches Relief, als ältere Eisbergpflugmarken gedeutet.

Man hätte erwarten können, daß die aufragenden Schollen und Blöcken dieses Geländes Ansatzpunkte für entsprechende Hindernismarken wie Sandschatten und Kometenmarken (Karcz, 1968, Werner et al., 1980) liefern würden. Ähnliche Strömungsformen wurden weiter südwestlich im Profil an Eisbergpflugmarken tatsächlich beobachtet (Abb. 4). Das Fehlen solcher Hindernismarken im Gebiet der Rutschung dürfte bedeuten, daß die bodennahe Strömungsgeschwindigkeit in den Gebieten, wo eine stärkere Topographie-beeinflußte Bündelung der Strömung nicht vorliegt, die kritische Schwelle für den Sandtransport kaum überschreitet.

Fischereispuren

Die intensive Befischung des norwegischen Kontinentalhangs im Gebiet vor den Lofoten zeigt sich durch die Präsenz von Schleppspuren am Boden, die sich in den Profilen über weite Strecken findet. Im Bereich der Röstbanken zeigt ihre Verteilungsdichte die extreme Intensität der Befischung an (Abb. 3). Auf die Bedeutung der Schleppspuren als Alterskriterien für Sohlformen wurde oben hingewiesen.

Transportbahnen

Zu den Bodenformen, die den oben angeführten Kategorien nicht zugeordnet werden können, gehören dunkle parallele, wenig auffallende Streifen, die vorwiegend hangnormal gerichtet sind. Sie treten teils scharweise, teils einzeln in quasi-periodischen Abständen auf (Abb. 7). Die Streifen wurden lediglich in zwei kleinen Gebieten vorgefunden, südwestlich der Gamlembanken und vor der nördlichen Röstbanken. Auffallenderweise liegen diese gerade oberhalb der Zonen hoher Sedimentakkumulation am mittleren Kontinentalhang.

Deshalb kann als Deutungsmöglichkeit in Erwägung gezogen werden, daß die von Rumohr (vgl. Ms. dieser Band) geforderten Kaltwasser-Kaskaden eine entsprechende Bodenwirkung ausüben. Man sollte sich in den betreffenden Gebieten (kurz unterhalb bzw. oberhalb der Grenze des Norwegenstroms) noch in dem Bereich befinden, wo die Kaskaden am Boden ablaufen, sich aber noch nicht zur Dichte-Einschichtung in entsprechend höhere Niveaus (nach der Vorstellung von Rumohr) abgehoben haben. Es sei jedoch betont, daß ein ozeanographischer Nachweis dieser Phänomene in den betreffenden Gebieten noch aussteht. Es gibt derzeit noch keine genaue Vorstellung zur Erklärung der Entstehung dieser Formen. Da sie auf der Sonographie dunkel reflektieren, muß jedoch die Bodeneigenschaft "glatter und härter als die Umgebung" gefordert werden. Möglicherweise könnte durch die kombinierte Wirkung des stets vorhandenen Norwegenstroms und der kurzfristigen, hangabwärts gerichteten Strömungsereignisse zusätzliches Feinmaterial weggefegt werden, das sich normalerweise in Bereichen zwischen den Kieskörnern halten kann.

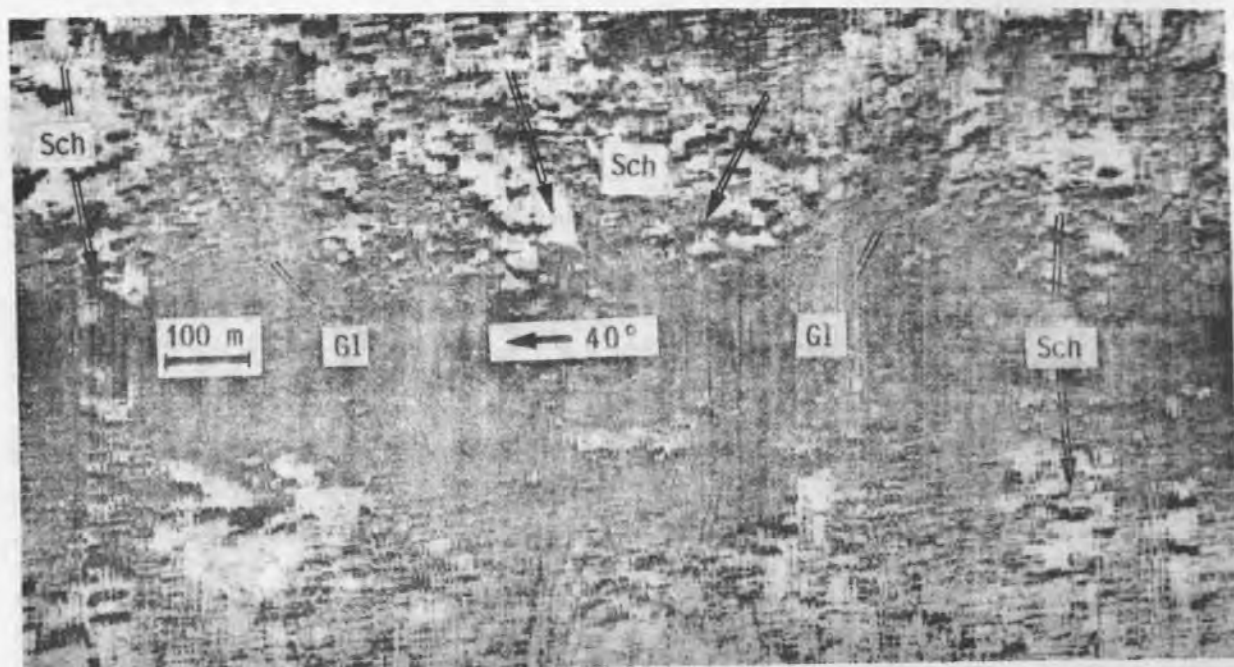


Abb. 6. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe 640 m, nördlich Ausgangs des Traendjupet. Rutschungsgelände mit Strömen von Sedimentschollen (Sch) und Gleitbahnen (Gl) mit glattem Boden oder Schlammströme, durch Pfeile angedeutet.

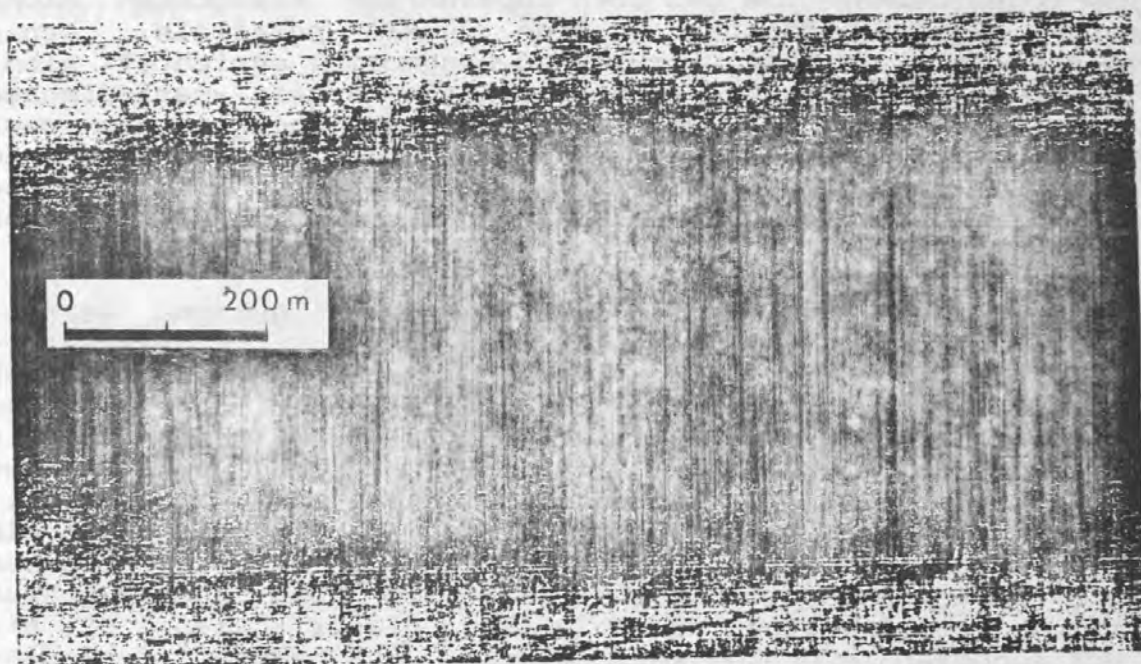


Abb. 7. Sonographische Aufnahme ob. Kontinentalhang, Wassertiefe ca. 430 m, südwestlich der Gamlembanken (Abb. 1). Dunkle parallele Streifen, hier als mutmaßliche Bahnen von hangabwärts laufenden Transportvorgängen gedeutet (in Richtung 340°). Abb. 8. Sonographische Aufnahme Schelfrand, Wassertiefe 150 m, vor Röstbanken. Megarippelfeld mit Grobsediment in den Tälern. Links unten stromparallele Sohlformen. Strömungsrichtung zeigt nach rechts (etwa NE).

2) Strömungs-Sohlformen auf dem äußeren Schelf

Nach den bis jetzt vorliegenden Aufnahmen mit dem hochauflösenden Seitensichtsonar, die allerdings in keiner Weise flächendeckend sind, ergibt sich folgendes Bild.

Das Vorkommen von größerskaligen Sandtransport-Formen ist auf den äußeren Schelf beschränkt, und zwar auch dort nur auf Stellen, die in irgendeiner Weise topographisch ausgezeichnet sind. So wurden Megarippelfelder nur an der Röstbanken (Abb. 8) gefunden. Auch unsere Aufnahmen mit dem Hochauflösungssonar haben keine zusätzlichen Vorkommen über die in den Übersichtsaufnahmen des Norwegischen Schelf-Instituts nachgewiesenen Rippelfelder hinaus erbracht. Eine Ausnahme ist das Gebiet zwischen Kvalnesdjupet und der Röstbanken, wo einige Megarippeln von ca. 10 m Kammabstand innerhalb einer teilweise mit Sand gefüllten Eisbergpflugmarke vorkamen, die parallel zur Stromrichtung verlief. Die Strömung hatte also dort wohl eine genügende "Streichlänge", um solche Formen zu entwickeln.

Dafür, daß die Strömung hingegen auf der gesamten Fläche des äußeren Schelfs wohl nur selten die Stärke hatte, großskalige Bodenformen zu erzeugen, ergeben sich Hinweise aus der Verteilung von Kometenmarken. Diese Formen bilden sich nach Werner et al. (1980) überall dort, wo grobe Reliktsedimentlagen mit dünnen Sanddecken wechseln und wo die Strömungsstärke die Bildung von Megarippeln erlauben würde. Nun sind diese Voraussetzungen vom Sediment her durchaus in diesem Gebiet gegeben. Kometenmarken fanden sich jedoch in unseren Profilen nur an wenigen Stellen und zudem relativ schwach ausgebildet, fehlten also über weite Strecken. Somit dürfte auch das Fehlen von großskaligen Sohlformen tatsächlich im wesentlichen auf die nicht ausreichenden Strömungsgeschwindigkeiten zurückgehen, weniger auf die fehlende Verfügbarkeit von Sandmaterial.

In diesem Zusammenhang erscheint auch bemerkenswert, daß unsere Photoaufnahmen aus dem Bereich des Vesterdjupets (Abb. 1) Hinweise für eine deutlich geringere Strömungsbeanspruchung ergeben. Zum einen ist der Bewuchs durch Makrofauna weit üppiger entwickelt, zum andern ist die Oberfläche auch über große Steine hinweg leicht verhüllt durch einen lockeren Schleier von (vermutlich flockigem) Feinsediment. Es wurden dort zudem auch häufig Auswurfhügel von grabender Endofauna (wahrscheinlich Krebse) beobachtet.

Betrachtet man die geschilderten Befunde in der Karte zusammen mit den vorhandenen Stromsystemen, so ergibt sich folgendes Bild.

Der äußere Schelf liegt im betrachteten Gebiet vorwiegend im Bereich des Norwegischen Küstenstroms (Saetre & Mork, 1981), der im Gebiet westlich der südlichen Lofoten nach N und in Richtung auf den Schelfrand abgelenkt ist. In diesem Gebiet liegt als Barriere die Röstbanken. Durch diese Situation dürfte dieses Gebiet verstärkte Sandzufuhr erhalten.

Zusammen mit einer weiteren Intensivierung der Strömung wegen der Verflachung und durch die Vereinigung des Norwegischen

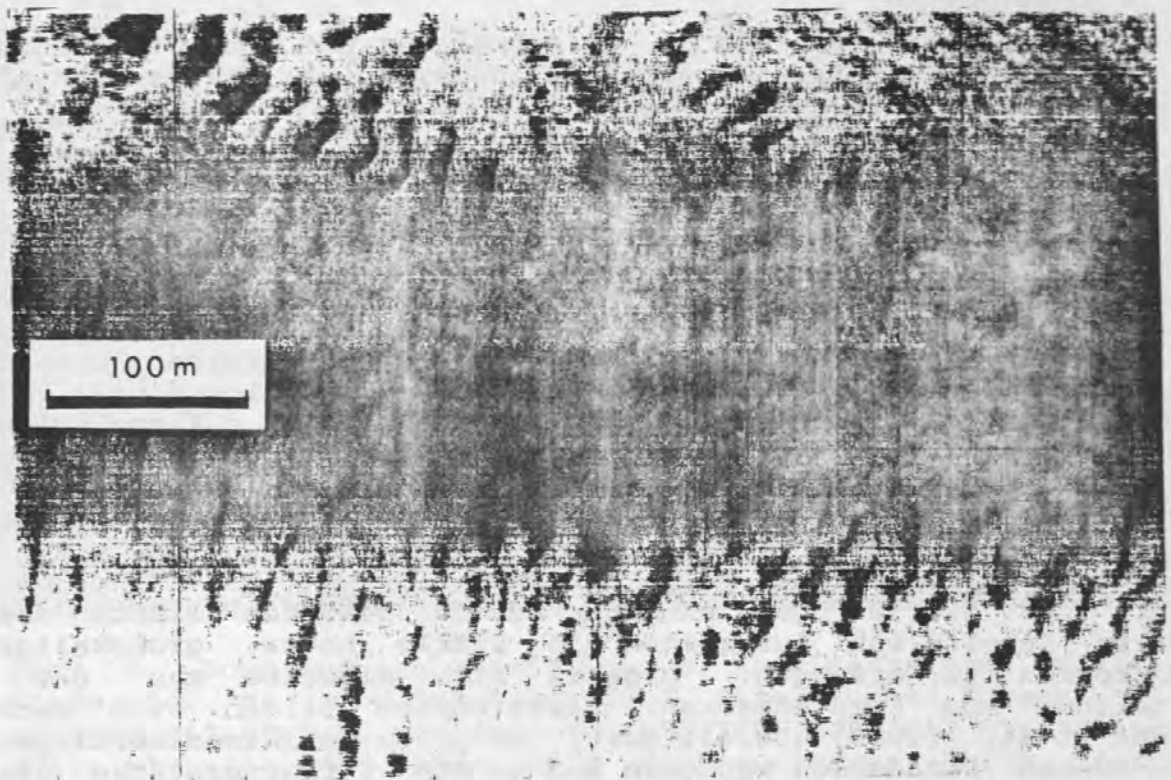


Abb. 8. Sonographische Aufnahme Schelfrand, Wassertiefe 150 m, vor Röstbanken. Megarippelfeld mit Grobsediment in den Tälern. Rechts oben stromparallele Sohlformen. Strömungsrichtung zeigt nach links (etwa NE).

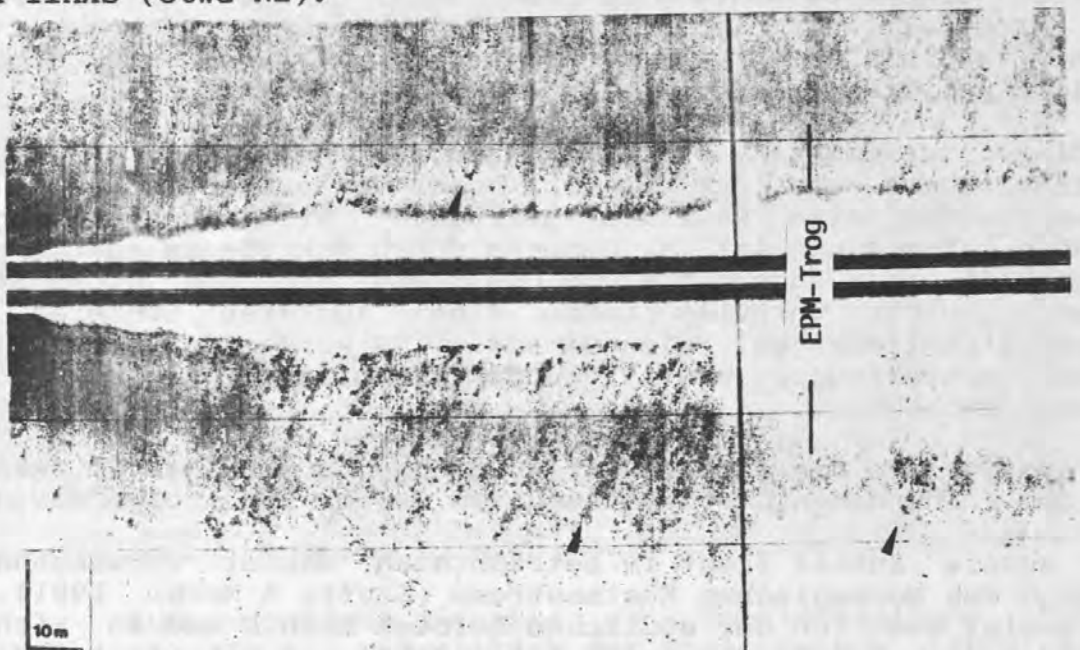


Abb. 9. Sonographische Aufnahme (Hochauflösungs-Seitensichtsonar) vom Schelf östlich Vesterdjupet, Wassertiefe ca. 160 m. Übergang von dichtem (links) über locker verteiltes Grobsediment mit Kometenmarken (Pfeile in Strömungsrichtung) zu Sanddecke im Tal einer Eisbergpflugmarke (rechts).

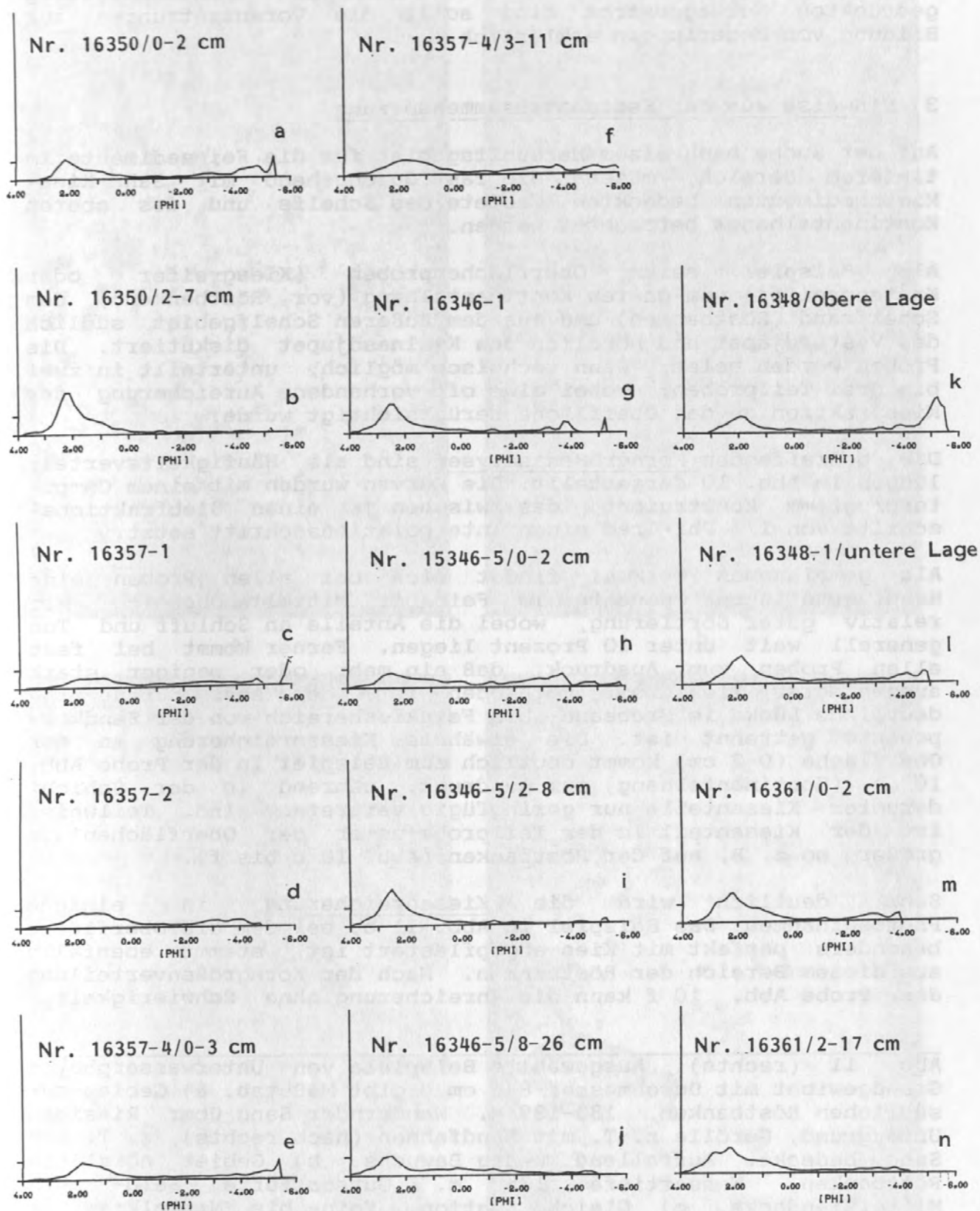


Abb. 10. Häufigkeitsverteilungen von Sedimentproben.
Erläuterung s. Text.

Küstenstroms mit dem von Südwesten an den Kontinentalhang gedrückten Norwegenstrom sind somit die Voraussetzungen zur Bildung von Megarippeln erklärlich.

3) Hinweise aus der Sedimentzusammensetzung

Auf der Suche nach einem Herkunftsgebiet für die Feinsedimente im tieferen Bereich, müssen die fast durchgehend mit Sand-Kies-Mischsedimenten bedeckten Gebiete des Schelfs und des oberen Kontinentalhangs betrachtet werden.

Als Beispiel seien Oberflächenproben (Kiesgreifer oder Kastengreifer) vom oberen Kontinentalhang (vor Röstbanken), dem Schelfrand (Röstbanken) und aus dem äußeren Schelfgebiet südlich des Vesterdjupe und nördlich des Kvalnesdjupe diskutiert. Die Proben wurden meist, wenn technisch möglich, unterteilt in zwei bis drei Teilproben, wobei eine oft vorhandene Anreicherung der Kiesfraktion an der Oberfläche berücksichtigt wurde.

Die betreffenden Korngrößenanalysen sind als Häufigkeitsverteilungen in Abb. 10 dargestellt. Die Kurven wurden mit einem Computerprogramm konstruiert, das zwischen je einen Siebfraktionsschritt von $1/3$ Phi-Grad einen Interpolationsschritt setzt.

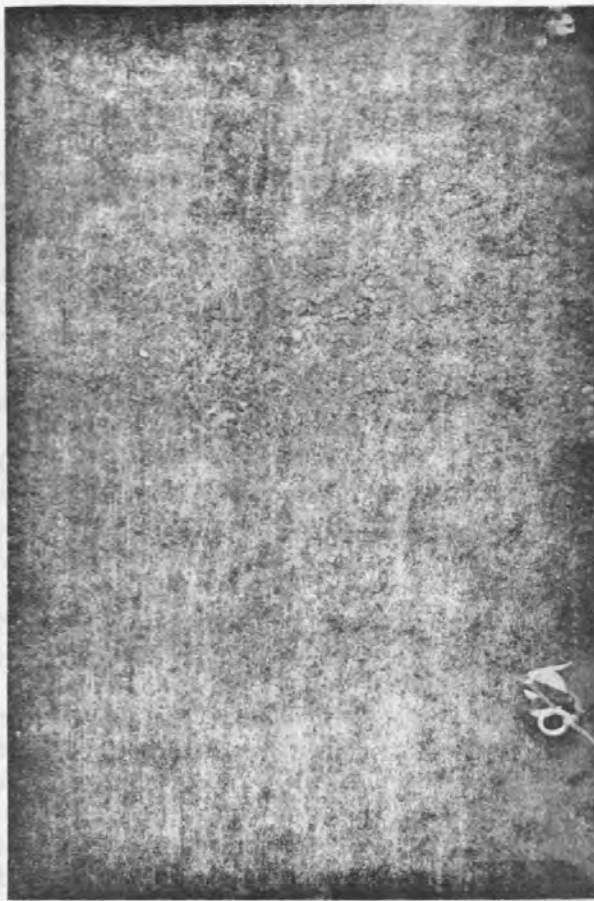
Als gemeinsames Merkmal findet sich bei allen Proben eine Hauptverteilungskomponente im Fein- bis Mittelsandbereich mit relativ guter Sortierung, wobei die Anteile an Schluff und Ton generell weit unter 10 Prozent liegen. Ferner kommt bei fast allen Proben zum Ausdruck, daß ein mehr oder weniger stark ausgeprägter Kiesanteil vorhanden ist, der aber durch eine deutliche Lücke im Grobsand- bis Feinkiesbereich von der Sandkomponente getrennt ist. Die erwähnte Kiesanreicherung an der Oberfläche (0-2 cm) kommt deutlich zum Beispiel in der Probe Abb. 10 a (Kontinentalhang) zum Ausdruck, während in der Schicht darunter Kiesanteile nur geringfügig vertreten sind. Teilweise ist der Kiesanteil in der Teilprobe unter der Oberflächenlage größer, so z. B. auf der Röstbanken (Abb. 10 c bis f).

Sehr deutlich wird die Kiesanreicherung in einigen Photoaufnahmen. Das Beispiel in Abb. 11 b, bei dem die Oberfläche besonders perfekt mit Kies abgepflästert ist, stammt ebenfalls aus diesem Bereich der Röstbanken. Nach der Korngrößenverteilung der Probe Abb. 10 f kann die Anreicherung ohne Schwierigkeiten

Abb. 11 (rechts). Ausgewählte Beispiele von Unterwasserphotos Grundgewicht mit Durchmesser 8,5 cm ergibt Maßstab. a) Gebiet der südlichen Röstbanken, 133-139 m. Wandernder Sand über kiesigem Untergrund, Gerölle z. T. mit Sandfahnen (nach rechts), z. T. mit Sand bedeckt. Auffallend wenig Bewuchs. b) Gebiet nördliche Röstbanken, Wassertiefe 135 m. Gutsortierte Fein- bis Mittelkiesdecke. c) Gleiche Station, Fein- bis Mittelkies im Wechsel mit sandigen Flächen, girlandenartige Zusammenlagerung von Kies. d) Station wie a), anstehendes, geklüftetes Sedimentgestein neben Einzelgeröllen und hellem, weitgehend biogenem Sand.



a



b



c



d

aus der Aufarbeitung der unterlagernden Schicht hergeleitet werden. Daß auch Komponenten bis Mittelkies bewegt werden können, belegt die Aufnahme Abb. 11 c, die girlandenförmige Zusammenlagerungen aus Fein- bis Mittelkies zeigt. Beobachtungen im Strömungskanal zur Bildung von groben Deckschichten belegen, daß Körner solcher Größe sich auf einer relativ glatten Sandoberfläche auch bei mäßigen Strömungsgeschwindigkeiten bewegen und erst durch die Zusammenlagerung mit ähnlich großen Körnern einen stabilen Zustand erreichen. Es muß deshalb wohl in Fällen, wo der Kiesanteil der Deckschicht durch Abfuhr von Sand aus dem unterlagernden Material nicht ohne weiteres abzuleiten ist, wie z. B. in der Probe vom oberen Kontinentalhang (Abb. 10 a und b), an solche Vorgänge des lateralen "Überrollens" gedacht werden. Eine alternative Erklärung der Entstehung dieser Deckkieslage durch präholozäne Eisdrift würde demgegenüber ungleich größere Schwierigkeiten bereiten, da zudem in der unterlagernden Sandschicht junge Faunenkomponenten auftreten.

Betrachtet man die Sandkomponente der verschiedenen Proben, so fällt auf, daß ihre Modalwerte an der Grenze Feinsand/Mittelsand ziemlich nahe beieinanderliegen. Lediglich bei den Proben von der Röstbanken (Abb. 10, c bis f und k bis l) ist der Modalwert der Sandfraktion deutlich in den Mittelsand hinein verschoben. Es liegt also wiederum ein Hinweis vor, daß die Transportkraft der Strömung in diesem Gebiet erhöht ist. Die Probe 16348 (Abb. 10 k u. l), die zudem eine bessere Sortierung der Sandfraktion zeigt, stammt direkt von dem Megarippelfeld.

Die Zusammensetzung der Sande ist auf allen Proben des Schelfs gekennzeichnet durch einen hohen Anteil von Sedimentgesteinen, die als abgerundete Körner (vorwiegend Siltsteine) bis in die Feinsandfraktion herabreichen, ebenso aber auch durch hohe Anteile biogener Komponenten (Foraminiferen wie Makrofauna). Bei der Probe vom oberen Kontinentalhang tritt der biogene Anteil jedoch stark zurück. Von einem Kern aus dem Kvalnes-Becken stammt das Beispiel der Sandzusammensetzung in Abb. 12, welches andeutet, daß die Sedimentationsbedingungen, vor der einschneidenden Änderung in der aller obersten Schicht, über längere Zeiträume anhielten. Das Holozän ist nach Vorkommen der Foraminifere Trifarina angulosa dort nicht mehr als 20 cm mächtig.

Die Sedimentgesteine sind in dem betrachteten Gebiet vom anstehenden mesozoischen Untergrund zu beziehen (Gunleiksrud et al., 1982). Unterwasserphotos (Abb. 11 d) und die Analyse von Kieskomponenten der Kiesgreiferproben belegen, daß sie die dominierende Quelle für das Grobmaterial der Reliktsedimente darstellen. Zweifellos können die schwach verfestigten Ton- und Siltgesteine somit als eine Quelle für Feinmaterial im Schelfbereich angesehen werden. Es erhebt sich dabei die Frage, weshalb in den Senken des Vester- und des Kvalnesdjupet die rezente Sedimentation praktisch kein Feinmaterial liefert, obwohl das Tief in den früheren Zeitabschnitten nach dem Hochglazial offensichtlich als Sedimentfalle gewirkt hat. (Es liegen maximal 5 m Feinsediment vor).

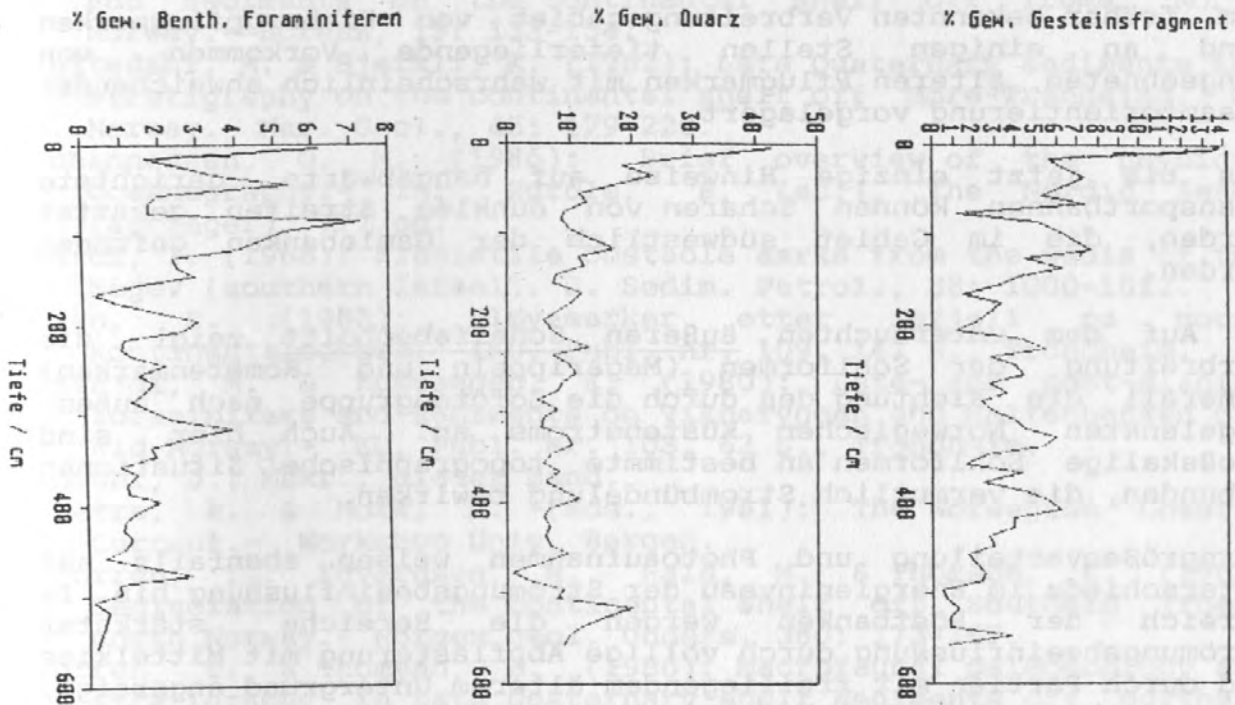


Abb. 12. Anteil und Zusammensetzung der Grobfraktion im Schwerelotkerns Nr. 16345, Kvalnesdjupet, 237 m Wassertiefe.

Die Antwort hierauf ist wohl darin zu suchen, daß die Geschwindigkeit des Norwegischen Küstenstroms im Holozän zugenommen hatte (Holte-dahl & Bjerkli, 1982). Die Becken sind ja relativ flach und liegen außerdem im Bereich der genannten Strombündelung. In dem tieferen und landgeschützten Andfjorden ist die Mächtigkeit nach Vorren et al. (1984) wesentlich größer.

Schlußfolgerungen

1) Am Kontinentalhang findet in dem mit Seitensichtsonar untersuchten Abschnitt nur an solchen Stellen nennenswerter Sandtransport statt, die eine topographisch bedingte Strombündelung erwarten lassen. Hierbei kommt es häufig zur Ausbildung von Sandbändern in Verbindung mit Feldern von barchanähnlichen Großrippeln. Im Gebiet südwestlich der Lofoten zeigen diese Sohlformen spitzwinklig hangabwärts gerichteten Sedimenttransport an.

Dem früher bekannten Verbreitungsgebiet von Eisbergpflugmarken sind an einigen Stellen tieferliegende Vorkommen von eingeebneten, älteren Pflugmarken mit wahrscheinlich abweichender Gesamtorientierung vorgelagert.

Als bis jetzt einzige Hinweise auf hangabwärts gerichtete Transportbahnen können Scharen von dunklen Streifen gewertet werden, die im Gebiet südwestlich der Gamlebanken gefunden wurden.

2) Auf dem untersuchten äußeren Schelfabschnitt zeigt die Verbreitung der Sohlformen (Megarippeln und Kometenmarken) generell die Richtung des durch die Lofotengruppe nach außen abgelenkten Norwegischen Küstenstroms an. Auch hier sind großskalige Sohlformen an bestimmte topographische Situationen gebunden, die vermutlich Strombündelung bewirken.

Korngrößenverteilung und Photoaufnahmen weisen ebenfalls auf Unterschiede im Energieniveau der Strömungsbeeinflussung hin. Im Bereich der Röstbanken werden die Bereiche stärkster Strömungsbeeinflussung durch völlige Abpflasterung mit Mittelkies und durch Partien mit freiliegendem älterem Untergrund angezeigt, ebenso aber auch durch die im Vergleich zu anderen Gebieten relativ hohen Modalwerte der beweglichen Sandfraktion.

Trotz der Verarmung von Ton und Schluff im Oberflächensediment am äußeren Schelf sind noch gewisse Quellen für Feinmaterial zum Abtransport am Kontinentalhang denkbar: die als Hauptkomponenten der Sandfraktion beobachteten, gerundeten Silt-Tonsteine und Biogenkarbonate sowie stellenweise nahe der Oberfläche anstehende Tille und feinklastische, wenig verfestigten Sedimentgesteine. Über die Ergiebigkeit dieser abrasiven Quellen lassen sich gegenwärtig kaum quantitative Angaben machen.

Danksagung

Kapitän und Besatzung von F. S. POSEIDON haben die Arbeiten tatkräftig unterstützt. Herr H. Beese hat sich bei Wartung, Reparaturen und Entwicklung des Tiefschleppsonars und der anderen elektronischen Geräte unermüdlich eingesetzt, auch in schwierigen Situationen an Bord. Herr E. Steen und Frau W. Rehder unterstützte uns bei der Probenentnahme an Bord, ebenfalls Frau Rehder, Frau S. Hempel und Herr S. Andruleit bei der Auswertung. Ihnen allen gilt unser Dank.

Literatur

- Bugge, T. (1983): Submarine slides on the Norwegian continental margin, with special emphasis on the Storegga area.- Inst. f. Kontinentalsokkelunders., Publ. nr. 110, 152 S., Trondheim.
- Gunleiksrud, T., Rokoengen, K. & Saettem, J. (1983): Shallow bedrock geology and Quaternary thickness off northern Helgeland, Vestfjorden and Lofoten.- IKU, Int. Report P-155/2/83, 44 S., Trondheim.
- Hald, M. & Vorren, T. (1984): Modern and Holocene foraminifera and sediments on the continental shelf off Troms, North Norway.- Boreas, 13: 133-154.
- Holtedahl, H. & Bjerkli, K. (1982): Late Quaternary sediments and stratigraphy on the continental shelf off Møre-Trøndelag, W. Norway.- Mar. Geol., 45: 179-226.
- Johannessen, O. M. (1986): Brief overview of the physical Oceanography.- In: Hurdle, B. (ed.), The Nordic Seas. (Springer), 777 pp.
- Karcz, I. (1968): Fluvial obstacle marks from the wadis of the Negev (southern Israel). J. Sedim. Petrol., 38: 1000-1012.
- Lien, R. (1983): Pløyemarker etter isfjell på norsk kontinentalsokkel.- IKU, Publ. nr. 109, 147 S., Trondheim.
- Løfaldi, M. & Rokoengen, K. (1980): Late- and post-glacial foraminifera and sediments on Viknaryggen and Haltenbanken off Mid-Norway.- IKU, Publ. Nr. 103, 62 S., Trondheim.
- Rumohr, J.: Mskr., dieser Band.
- Saetre, R. & Mork, M. (eds., 1981): The Norwegian Coastal Current.- Workshop Univ. Bergen.
- Vorren, T., Edvardsen, M., Hald, M. & Thomsen, E. (1983): Deglaciation of the continental Shelf off Southern Troms, north Norway.- Norges geol. Unders. 380: 173-187.
- Vorren, T. & Thomsen, E. (1986): Macrofaunal paleoecology and stratigraphy in Late Quaternary shelf sediments off northern Norway.- Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol., 56: 103-150.
- Werner, F., Unsöld, G., Koopmann, B. & Stefanon, A. (1980): Field observations and flume experiments on the nature of comet marks.- Sediment. Geol., 26: 233-262.

A HIGH ACCUMULATION AREA ON THE CONTINENTAL
SLOPE OFF NORTHERN NORWAY AND THE CONCEPTION
OF WINTER WATER CASCADES*

by

Jan Rumohr

Geologisch - Paläontologisches Institut der Universität, Kiel

Olshausenstr. 40, D 2300 Kiel, W - Germany.

x Publication # 94 of the Joint Research Program 313 of Kiel
University (SFB 313)

Abstract

An area of extreme Holocene sediment thickness (up to 7 m) and a late Glacial unit (Termination Ia and Younger Dryas) with the center of sediment thickness in the same place on the Norwegian continental slope (67° N) was mapped by means of 3.5 kHz subbottom profiling in water depths of 700 - 1,200 m. The regional distribution of sediment parameters and accumulation rates in the area of accumulation - some 25 km in diameter - is described and some morphology controlled oceanographic processes possibly involved in downslope sediment transport are discussed. Among them, cascades of winter water formed on banks near the shelf break seem to be the most effective sediment advecting processes causing the local concentrations of advected fine sediments in restricted areas.

The source areas are covered and protected against deep erosion by ice-rafted pebbles and coarse sand deposited during the last period of deglaciation. Thus the Holocene sediment transport mainly affected "fresh" material. By this the corresponding sedimentary record on the continental slope reveals detailed temporal information about the oceanographic regime near the shelf break during Holocene and late Glacial times.

Introduction

Holocene oceanography of the Norwegian Sea is dominated by the inflow of warm Atlantic water (Norwegian Current). In the East a front system, which roughly follows the shelf break, separates this current from colder and less saline water masses of the northward drifting Norwegian Coastal Current. The East Greenland Current and deep water - mainly formed in the Greenland Sea - discharge cold water finally towards the North Atlantic (JOHANNESSEN 1986).

The sea bottom of the Norwegian outer continental shelf and the upper slope is characterized by areas of surficial erosion and reduced Holocene sedimentation. Large areas are covered by lag sediments and ice rafted gravels deposited during the time of the last deglaciation (HOLTEDAHL 1981, VORREN *et al.* 1983a). On the inner shelf and inner parts of fjord-like depressions on the shelf as well as in deeper regions of the continental slope, the late Pleistocene to Holocene sediment column is less incomplete and can be interpreted in terms of paleoclimatic changes, ice retreat and the local oceanographic processes involved (HALD & VORREN 1987, HOLTEDAHL 1981, HOLTEDAHL & BJERKLI, 1982, VORREN *et al.*, 1984, 1988). During Holocene times the outer shelf and upper slope was (and still is) an area of sediment export whereas the deeper continental slope piled up the topographically controlled advected material. A regional center of deposition some 30 km in diameter and 700-1250 m deep on the Norwegian continental slope with its center at 67° N; 8° E was mapped by 3,5 kHz echosounding and numerous short and long sediment cores (Fig. 1).

The regional distribution of surface and subsurface sediment parameters is supposed to display the Holocene oceanographic processes controlling likely effects of bioturbation and bio-entrainment in the source areas as well as downslope sediment transport, sorting and final deposition of particles.

Methods and Material

Subbottom profiling.

The mapping with a 3.5 kHz subbottom profiling system was carried out during three cruises from Kiel University with RV "Poseidon": Cruise 119: 1985, cruise 128: 1986 (GERLACH et al., 1986), cruise 141/142: 1987 (BODUNGEN et al., 1988). The recording system was a transceiver (model 140 ORE) with key-gate/TVG unit (EPC 1,100), crystal delay unit (EPC 1,000) and a recorder (EPC 3,200 S). 9 transducer segments (3 x 3 ORE 110) were installed in the moonpool of the ship 4 meters below the water surface. Positioning was carried by a Magnavox satellite navigation system and plotted every 5 minutes. Later positions were corrected if differences between satellite fix and the computed positions before were obvious. Approximately 400 nm of subbottom profiles parallel and normal to the continental slope were evaluated (Fig.2). The acoustic penetration ranged between 10 - 80 ms (ca. 7 - 60 m).

Two marked ecooustic reflectors could be traced throughout the area of investigation. The thickness of the two corresponding units are shown in Figs. 4 and 5. Stratigrafic determination of the reflectors was done by investigating oxygen and carbon isotope composition of planctonic foram shells from a gravity core ("core" Fig. 3).

Bottom sediment samples.

The first evidence of high Holocene accumulation rates in this area came from a core (GPI # 16 331) taken in 1983 during cruise 100 b of RV "Poseidon". Later in 1983 a series of large box grab samples were taken on a profile from the Vöring Plateau to the Norwegian continental shelf (PRV "Polarstern", Arktis 1, AUGSTEIN et al. 1984). Subbottom profiling parallel to the continental slope later revealed that with the first sampling profile we only touched the northern rim of an area of extreme Holocene sediment thickness. Therefore additional samples (gravity cores, 8 and 12 cm in diameter) and large box cores (50 x 50 x 50 cm) were taken on sections parallel and normal to the slope across the mentioned area with its center in 1,000 m water

depth (Figs. 2 and 4). s. Subsamples were taken from the box cores using plexiglas tubes of 8 cm in diameter down to depth of some 30 cm. The cores were cut into slices of 1 cm thickness and analyzed for grain size, water content and other parameters (e.g. C_{org} and carbonate content in separate grain size fractions). The downcore sample density ranged between 1 to 10 cm according to the requirements of parameter gradients. Water content as a pilot parameter was determined every centimeter, radiographs of sediment slabs were prepared for a first evaluation of sediment structures.

Stratigraphic determinations were carried out on a gravity core 6,8 m long (GIK # 16 434) penetrating the two reflectores.

Results.

Bathymetry.

In the area of investigation (Figs. 1 and 2) the upper continental slope west of Gamlem Bank (≤ 225 m) is formed like a 35 km wide trough-like valley. From the shelf break (ca. 400 m) down to 900 m water depth the average inclination of the upper slope is 2.5° , between 900 - 1,200 m it is 0.9° .

Subbottom profiling and the sediment sequence.

Several acoustic units could be traced in all profiles parallel and normal to the slope (Fig. 2) down to a minimum thickness of 1 m. An acoustically transparent upper layer with one or two reflectors in the bottom of the trough (Fig. 3) covers only a restricted area between 950 - 1200 m water depth with a maximum thickness of 7 m (calculated with 1,500 m/s) on its upslope side (Fig. 4.) right below a break in the slope. Stratigraphic analysis of a gravity core (GIK # 16 343) revealed the Holocene age of the sediments (cf. below).

An acoustically marked sandy layer combined with an ash layer separates the upper Holocene layer from an acoustically more stratified and regionally varying lower unit. This layer covers a larger area with higher thicknesses of sediment than the Holocene top layer and reveals two pronounced maxima below the upper slope (Fig. 5). The northern upslope extension with a maximum thickness of more than 10 m sediment thickness could not be traced to its upslope end because of morphologic roughness and reduced sound penetration. The downslope alignment of two branches of greater thickness located in valleys with a junction in about 1,000 m water depth is obvious. Their upslope prolongations lead to Gamlem Bank in the east (≤ 225 m) and to a deeper bank (≤ 275 m) southeast of the southern branch. The maximum of Holocene sediment thickness coincides with the maximum thickness of the lower unit in about 1,000 m water depth.

The gravity core penetrated the deeper reflector indicating a time of deposition during Termination Ia and Younger Dryas times for the lower layer (cf. below).

Generally observed gravel and mud pebbles in the glaciomarine sediments from the gravity core and from box samples of other locations on the slope indicate that icerafting played an important role during this time.

Well stratified layers below the deeper reflector have a draping character. In the northern part of the area towards the southern limit of Traenadjupet debris flow has disturbed the acoustic stratification (cf. Fig. 3).

The Holocene and late Glacial units are similar both in their regional distribution of thicknesses and by the fact that their accumulation rates are 1 - 2 orders of magnitude higher than the average on the continental slope in similar water depths some tenth of kilometers away. This can only be explained by topography-controlled processes of advection from the shelf and / or the upper slope resulting in local high rates of accumulation. With regard to the Holocene unit an additional process must have been effective there during the same time which at least partially prevented the settling of fine particles in depth ≤ 900 meters well below the lower limit of Atlantic waters (NC). The regional distribution of grain size parameters will give further information on the nature of these processes.

A gravity core (GIK # 16 343, 6.8 m long) was taken in 1,065 m water depth at $66^{\circ} 56,03' N$; $07^{\circ} 27,89' E$ (Fig.3). Detailed analyses of sediment parameters (water content, grain size distribution, C_{org} , carbonate content) were carried out and $\delta^{18}O$ -analyses of planctonic foraminifera (*N. pachyderma* sin.) were prepared for stratigraphic control (RUMOHR *et al.* in prep.). The following results are of particular interest for the discussion of the present problem:

- a 25 cm sandy mud layer (the acoustic reflector, 452 - 478 cm deep in the core) contains an ash layer at 466 - 468 cm (? Vedde ash, 10,600 ka, MANGERUD *et al.* 1984), ice rafted gravel up to 453 cm, and large amounts of diatoms from 455 cm upwards with decreasing quantities towards 350 cm. Above this planktonic foraminifers dominate the sand fraction. The acoustic reflector coincides with the upper shift towards lighter $\delta^{18}O$ -values indicative for Termination IB. Thus the base of the upper in the core marks the beginning of the Holocene sedimentological regime during Termination IB.

- Below that layer the sand portion ($\geq 63\mu\text{m}$) mainly consists of quartz and rock fragments with varying amounts of ice rafted debris. Above the layer the sand fraction of the muddy sediment is made up mainly by diatoms, mica and small amounts of planktonic foraminifers. Higher in the sediment column the foraminifers predominate. This represents a sequence described from many places in the Norwegian Sea by BJOERKLUND et al. (1979), JANSEN & ERLLENKEUSER (1985), SEJRUP et al. (1984), HALD & VORREN (1987b). Sorting during downslope transport may have changed the portions of biogenic sand particles in this core.

Regional surface sediment composition

The downslope surface sample profile (Figs. 4,6,7,8; positions "1" to "10") demonstrates the change of grain size composition from 700 m water depth down to 1,150 m. Because of natural inhomogenities due to bioturbation on the upper slope (positions "1" - "4") the grain size parameters of the uppermost 3-5 cm were averaged and plotted as "surface" sediment. In the area of high accumulation (Fig. 4) the grain size distribution values of the total sediment cores length was averaged to display the weak regional gradient really existing.

The only marked grain size change is the downslope decrease of the $\geq 63 \mu\text{m}$ content from 70 % (consisting of sand and gravel) below the shelf break down to about 10 % (consisting of planktonic foraminifer tests) in depth below 950 m (Fig. 6).

A 100 % budget without the fraction $\geq 63 \mu\text{m}$ displays only little downslope changes (Fig. 7). Clay content ($< 6 \mu\text{m}$) decreases downslope. The reason for this could be incorporation into the bottom by benthic animals. The weak increase of coarse silt is correlated with an increasing content of planktonic foraminifer fragments in that fraction. This relation is better documented in Figure 8 by the coarse silt / fine silt ratio ($20-63 / 6,3-20 \mu\text{m}$). The ratio $6,3-20 / \leq 6 \mu\text{m}$ like in many cores from other places is a fairly conservative parameter which apparently depends more on the quality of sediment available in the source areas than on sorting during transport. The differences of grain size parameters from glaciomarin sediments on the upper slope (positions "1" - "4") to those of Holocene sediments are not greater than the changes within the

two stratigraphic units.

Figure 9 shows a calculation of the sedimentation rate for grain size fractions from the upper unit (Holocene sedimentation regime) based on the regional grain size composition and sediment thickness on the downslope sample profile (Fig. 4). The highest rate of sedimentation is made up by fines ($<20\text{ }\mu\text{m}$)

The marked downslope change of the $\geq 63 / 20-63\text{ }\mu\text{m}$ ratio (Fig. 8) reflects a gradient within a thin (3-12 cm) late Glacial sediment cover of sand and ice rafted material over glaciomarine sediments. This pebbly sand cover can be traced from southern parts of the Norwegian shelf where it is interpreted as a lag deposit ("Aktivnes Sand" HOLTEDAHL (1981)) along the Norwegian continental shelf break.

The thickness and the pebble and sand content of this cover increase towards the shelf break without remarkable changes in composition. The coarse fraction ($>63\text{ }\mu\text{m}$) is built up by several grain size modes. In the area of this investigation and in places off Lofoten the main mode has a mean grain size of about $200\text{ }\mu\text{m}$ with several little modes on the "coarse flank" of the histogram but not exceeding 2 mm (Fig. 10). Ice-rafted gravel and boulders (up to 40 cm in diameter) within and on top of the sand cover represent a separate "family" of grain size modes (not shown in the figure because of calculation without the fraction $>2\text{ mm}$).

The main mode of fine sand ($200\text{ }\mu\text{m}$) must have been removed to obtain a concentration of gravel and boulders like that near the shelf edge by erosion or winnowing of the underlying glaciomarine sediments (Fig.10) or of the till, e.g. on Gamlem Bank (Fig.11). But the figures 10 and 11 demonstrate that the $200\text{ }\mu\text{m}$ sand mode is enriched towards the top of the short cores indicating its origin from the underlying till or glaciomarine sediments.

So the gradual enrichment must be interpreted as an effect of biological entrainment of fine particles and transporting bottom currents. X-ray images show borrow structures up to 15 mm in diameter and 8-15 cm deep. The corresponding animals were not found. Thus the cover of gravel and boulders on top of the sandy layer displays the end of ice rafting during Termination IB comparable with the uppermost occurrence of IRD 455 cm deep in

This explanation involves as a consequence that no remarkable accumulation of Holocene sediments has taken place in this area down to water depth of about 950 m. That would coincide with the occurrence of icerafted gravel in the uppermost sediment centimeters down to 930 m water depth ("5" in Figs. 6 ff), and with a break in the continental slope and the upslope regional limit of the acoustically mapped Holocene sediment unit (Fig. 4).

The along slope surface sediment profile (Figs. 4, 9 - 12 positions "a" - "f") parallel to profile 119/51 (Fig. 2 and 3) crosses the area of Holocene high sedimentation rates in an oblique direction (NE-SW) to its long axis (ENE-WSW direction), i.e. sample "d" is nearer to the source of advected particles than sample "a". Downcore grain size distributions within the uppermost 30 cm sediment are relatively homogeneous (Fig. 12). Variations in the topmost 4 cm may be due to local patchy effects of biologic incorporation of selected fine material ($\leq 20 \mu\text{m}$). The mean compositions over the entire cores (Fig. 12) show a clear tendency of increasing sand content ($\geq 63 \mu\text{m}$) towards the western more distal part ("d" to "a") of the sedimentary unit and a corresponding decrease of fine particles ($< 20 \mu\text{m}$).

The complete surface sediment profile (mean composition of the upper 30 cm, Fig. 13) reveals another asymmetry of the profile: the sediment composition of the northeastern part is finer than that of the southwestern part in the same water depth. Comparing the ratios of adjacent grain size fractions (Fig. 14) which are more sensitive to small changes of grain size composition and unaffected by the changes of other sediment components the asymmetries are more obvious:

- taking the $\geq 63 / 20-63 \mu\text{m}$ ratio as a measure for the high energy transport capacity of the advecting processes, we can trace an increase of transport energy from the proximal to the distal area. This observation counts against turbidity current deposition.
- the ratio $20-63 / 6-20 \mu\text{m}$ shows a minimum in the center of accumulation where the sedimentation of particles $\leq 20 \mu\text{m}$ is greatest.

- the ratio 6-20 / ≤ 6 μm displays very little regional variation. This suggests that if downslope low or high energy sediment transport occurs particles ≤ 20 μm are transported and deposited as aggregates together on the same way.

Dating of the uppermost centimeters by ^{210}Pb - analysis (prepared by H Erlenkeuser) of core "b" in Fig.12 (GIK# 16 340) resulted in approximately the same accumulation rate as the average value for the total Holocene column deduced from the gravity core (GIK# 16 343): some 40 cm / ky. The grain size distribution in the Holocene portion of the core shows less variations than those within the uppermost short core sediment profiles "a" - "f" (cf. Figs. 12-14). With this confirmation of the homogeneity of the sediment one can assume that the grain size distribution of the uppermost 30 cm of sediment (representing approximately 750 years) is representative for the total local Holocene sediment composition. This makes possible to calculate from the local Holocene sediment thickness and surface sediment composition the sedimentation rates for different grain size fractions on the profile "a" to "f" accross the Holocene unit (Fig. 15). The diagram depicts a shift of the maximum accumulation rates for the sand fraction in the distal southwestern part of the sedimentary unit to the proximal northeastern part with maximum accumulation rates for the fine fractions (<20 μm).

Discussion

NANSEN (1913) already reported on cascading winterwater that should have been formed on Rockall Bank due to faster cooling in shallow water than in the adjacent deeper parts of the ocean. The impact on the oceanographic structure was some 800 m deep. Cascading of Barents Sea bottom water into the Norwegian Sea has recently been described by BLINDHEIM (1989).

Water mass isolation due to a stationary anticyclonic vortex over seamounts has been reported from deep water (HOGG 1973, OWENS & HOGG 1980, ROBERTS *et al.* 1974) as well as from shelf banks (EIDE 1979, MEINCKE 1972) where preferential cooling of isolated water masses from the sea surface can occur (EIDE 1979), the more when sea ice formation is involved as e.g. in the western Barents Sea (KNIPOWITSCH 1905, MIDTTUN 1985).

The intensity of winter water formation depends on the degree of seasonality, i.e. it increases theoretically with increasing latitudes from the North Atlantic Ocean into the Norwegian Sea. Provided that the necessary topographic conditions are given (e.g. a bank near the continental slope) the process will locally occur more or less repeatedly during winter times in a similar way. If bottom sediment is available and bottom currents are intense enough for sediment entrainment, downslope sediment transport and deposition should cause a unique geologic record of a climate controlled oceanographic process which in the northern part of the Norwegian and Barents Seas may play also an important role for the formation of water masses (MIDTTUN 1985, BLINDHEIM 1989) and budgets.

The regional surface composition and the topographic situation in the area of investigation suggest the following mechanisms of sediment transport and deposition: Running downslope near the bottom in a valley through a stratified water column water masses which are dense and turbulent enough to move foraminifer shells (sand) are longer and deeper controlled by the local topography than less dense low energy downslope currents. These will lift earlier from the bottom when they have reached the depth of their density; weak downslope currents will carry mainly fine particles and are earlier deflected to the right (NE) by Coriolis force. An additional process could be that relatively rare high energy downslope transport processes carry coarser material over greater areas than low energy events which

are able to carry only fine particles to a small area (i.e. to the area of maximum accumulation).

In both cases a formation process for relatively dense water masses on the outer shelf or upper continental slope must be involved which produces water dense enough to run through the density gradient at the base of the North Atlantic Water (NAW) in 500 - 600 m water depth.

Turbidity current formation can be ruled out because of sedimentological reasons in the area of deposition. Steepening of internal waves (FAHRBACH & MEINCKE, 1982) at the boundary between NAW and Norwegian Sea Deep Water (NSDW) or even local surf of internal waves may play an important role in keeping the upper slope clean from fine grained particles settling from the pelagic. Bottom turbulence due to convection during winter cooling will have a similar effect where NAW contacts the seabottom on the upper slope and outer shelf. But these processes alone can hardly explain sand transport down to water depth well below 1,100 m and the local figure of extremely high particle accumulation.

The formation of dense winter water by cooling in a topographically trapped vortex (Taylor column isolation) on a bank as described by EIDE (1979) from Halten Bank on the Mid-Norwegian continental shelf and the final breakdown of the structure is a potential process for the initiation of downslope dense water cascades. Additional sediment entrainment may increase the water density downslope.

If we accept a similar mechanism as the main agent of downslope particle transport in the area of investigation we have a suitable explanation for the local character of extremely high accumulation rates on the Norwegian Continental slope with sand transport down to depth $\geq 1,000$ m where the topographic conditions are given for a Taylor column isolation like on Gamlem Bank (Fig. 2) and the runoff of winter water in trough-shaped valleys of the upper continental slope.

The higher amount of sand in the 25 cm core section of 4.5 meters depth can be related to a period when the polar front has moved northward through this area (JANSEN & ERLÉNKEUSER, 1985). It is likely that in this period bottom water formation here was

additionally favoured by sea ice formation and by this the runoff transport capacity.

The main difference between Recent conditions and those conditions during late Glacial times as represented by the lower acoustic unit (Fig. 5) is probably a less stratified water column during this period. Certainly these oceanographic conditions were different to that of the Holocene characterized by the inflow of NAW and high seasonal winter turbulence in the upper 500 - 600 m water. Consequently, dense water masses from the shelf with density differences in the range of Recent winter water in the Barents Sea run off downslope into deeper parts of the water column. Bottom turbulence on the upper slope was less intense because NAW just touched the shelf. Fine grained sediment settled already on the upper slope in water depth less than 700 m.

Another difference to Recent conditions probably was the high availability of fine sediments on the outer shelf during ice retreat, melt water discharge and high energy winnowing (VORREN et al., 1984) after sea level rise and the first ingression of warm Atlantic water (JANSEN & ERLLENKEUSER, 1985; SJERUP et al., 1984) into the Norwegian Sea:

References

- BJØRKLUND, K.R., THIEDE, J. HOLTEDAHL, H. (1979): Deglaciation of the southeastern Norwegian Sea towards the end of the last glacial age.- *Boreas* 8: 133-135.
- BLINDHEIM, J. (1989) Cascading of Barents Sea bottom water into Norwegian Sea.- *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 188: 49-58.
- BODUNGEN, B.v., Fr. THEILEN, & F. WERNER (1988): POSEIDON Reise 141-2/142 vom 17.10.87 bis 18.11.87, POSEIDON Reise 146/1 vom 25.4.88 bis 11.5.88, POSEIDON Reise 146/3 vom 29.5.88 bis 19.6.88.- *Ber. SFB 313, Univ. Kiel* 11: 1-66.
- EIDE, L.A. (1979): Evidence of a topographically trapped vortex on the Norwegian continental shelf.- *Deep-Sea Res.* 26: 601-621.
- FAHRBACH, E. & MEINCKE, J. (1978): High frequency velocity fluctuations near the bottom over the continental slope.- "Meteor" *Forsch.-Ergebnisse, Reihe A*, 20: 1-12
- HALD, M & T. O. VORREN (1987): Foraminiferal stratigraphy and environment of Late Weichselian deposits on the continental shelf off Troms, northern Norway.- *Mar. Micropaleontol.*, 12: 129-160.
- HOGG, N.G. (1973): On the stratified Taylor column.- *J. Fluid Mech.*, 58: 517-537.
- HOLTEDAHL, H. (1981): Distribution and origin of surface sediments on the Norwegian continental margin between 62°N and 65°N, with some remarks on the late quaternary litho- and biostratigraphy.-in: R.Saetre & M. Mork (eds.): *The Norwegian coastal current: 768-792*, Univ. Bergen.
- HOLTEDAHL, H. & BJERKLI, K. (1982): Late quaternary sediments and stratigraphy on the continental shelf off Møre-Trøndelag, W.Norway.- *Mar. Geol.* 45: 179-226.
- JANSEN, E. & ERLLENKEUSER, H. (1985): Ocean circulation in the Norwegian Sea during the last deglaciation: isotopic evidence.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 49:

189-206.

- KNIPOWITSCH, N. (1905) Hydrologische Untersuchungen im Europäischen Eismeer.- Annalen Hydrogr. Berlin, 33: 289-308.
- MANGERUD, J.; LIE, S.E.; FURNES, H.; KRISTIANSEN, I.L. & LOMO, L. (1984): A younger dryas ash bed in western Norway, and its possible correlations with tephra in cores from the Norwegian Sea and the North Atlantic.- Quaternary Res. 21: 85-104.
- MEINCKE, J (1972): Observation of an anticyclonic vortex trapped above a seamount.- Mem. Soc. Roy. Sci. 6^e ser.,II: 17.26.
- MIDTTUN, L. (1985): Formation of a dense bottom water in the Barents Sea.- Deep-Sea Res. 33: 1233-1241.
- NANSEN, F. (1913): The water of the north-eastern North Atlantic.- Int. Rev. Hydrobiol., Suppl. to Bd. 4: 139 pp.
- OWENS, W.B. & N.G. HOGG (1980): Oceanic observations of stratified Taylor columns near a bump.- Deep-Sea Res., 27A: 1029-1045.
- ROBERTS, D.G., N.G. HOGG, D.G. BISHOP & C.G. FLEWELLEN (1974): Sediment distribution around moated seamounts in the Rockall Trough.- Deep-Sea Res., 21: 175-184.
- SEJRUP, H.P.; JANSEN, E.; ERLLENKEUSER, H. & HOLTEDAHL, H. (1984): New faunal and isotopic evidence on the late weichselian - holocene oceanographic changes in the Norwegian Sea.- Quat. Res. 21: 74-84.
- VORREN, T.O., M. EDVARDSSEN, M. HALD, and E. THOMSEN (1983a): Deglaciation on the continental shelf off southern Troms, North Norway.- Nor. Geol. Under., 380: 173-187.
- VORREN, T.O., M. HALD & E. THOMSEN (1984): Quaternary sediments and environments on the continental shelf off northern Norway.- Mar. Geol. 57: 229-257.
- VORREN, T.O., K.-D. VORREN, T. ALM, S. GULLIKSEN & R. LOEVLIE (1988): The last deglaciation (20,000 to 11,000 B.P.) on Andøya, northern Norway.- BOREAS 17: 41-77

Figure captions

- Fig. 1. Area of investigation . The frame displays the figures 2, 4, and 5.
- Fig. 2. Bathymetry (with courtesy from Continental Shelf Institute, Trondheim), subbottom profiles (3,5 kHz) and along slope surface sample positions.
- Fig. 3. Subbottom profile (3.5 kHz, # 119/51) parallel to the continental slope (cf. Fig.2) across an area of high sediment thickness of the upper two acoustic units. A 6,8 m long gravity core (GPI # 16 343) revealed that the upper unit is made up by silty mud without icerafted gravel. A prominent sandy layer of 25 cm thickness marks the sedimentological and acoustic boundary to the lower unit. The glaciomarine sediments below are highly varying in composition.
- Fig. 4. Isopach map of Holocene sediments and positions of samples shown in Figures 6 - 15 (a - f and 1 - 6 in circles). Thickness in meters. Note the asymmetry of thickness. Thickness of ≥ 1 m is restricted to water depth of ≥ 950 m.
- Fig. 5. Isopach map of a late Glacial unit containing icerafted gravel. Thickness in meter. In contrast to the Holocene layer above (Fig. 4) the regional distribution of sediment thickness is much more topography controlled down to water depth of ≥ 1200 m. The upslope extension could not be mapped because of roughness of the bottom.
- Fig. 6. Downslope grain size composition of surface sediments along a profile from the shelf break across the area of high Holocene sediment thickness (cf. Figs. 2 and 4). In depth ≤ 900 m sand and gravel content decreases with increasing depth. Because of the gravel portion and other sedimentological arguments this fraction on the slope can be regarded as late Glacial material. In water depth ≥ 900 m (sample "5" - "10") the portion of foraminifer tests increase. The other grain size fractions are discussed without sand content

"deformation" in Fig. 7.

Fig. 7. Downslope grain size composition of surface sediments ($\leq 63 \mu\text{m} = 100\%$) along a profile from the shelf break across the area of high Holocene sediment thickness (cf. Figs. 2 and 4). The increase of 20-63 μm content towards greater depth due to planctonic foraminifer fragments is balanced by a decrease in clay content.

Fig. 8. Downslope grain size ratios of surface sediments. The ratio $\geq 63/20-63 \mu\text{m}$ reflects the gradient of sand and gravel content (cf. Fig. 6). The other ratios are relatively stable suggesting no sorting of particles $< 20 \mu\text{m}$ during downslope sediment transport.

Fig. 9. Downslope budget of Holocene sedimentation rates for different grain size fractions. The maximum thickness is mainly due to particles $< 20 \mu\text{m}$.

Fig. 10. Grain size histograms (smoothed by computation) of the sand fraction from different core depth levels. The short core from the upper continental slope (GIK # 23,224, 447 m) penetrates the 12 cm thick bioturbated lag deposit above glaciomarine sediments. 5-12 cm represents a gradual increase of the total sand fraction due to bio-entrainment of silt and clay ($< 63 \mu\text{m}$). The sediment depth 1-4 cm is characterized by an additional deficit of the sand fractions $< 200 \mu\text{m}$.

Fig. 11. Grain size histograms (smoothed by computation) of the sand fractions from different core depth levels. The short core penetrates 5 cm into highly consolidated glacial till from Gamlem Bank (GIK # 23 225, 295 m deep). 1-4 cm represents a gradual increase of the total sand fraction due to bio-entrainment of silt and clay ($< 63 \mu\text{m}$).

Fig. 12. Grain size composition of 4 cores taken on an alongslope profile (cf. Fig. 4, 1050-1090 m deep) from the border (a) to the center (d) of the area of high Holocene sediment thickness. Irregularities within the uppermost 4 cm are due to bioturbation. However, sediment texture is rather homogeneous in the 30 cm short cores. Note that the sand content decreases towards increasing Holocene sediment thickness (NE). (a: GIK # 16 339; b: 16 340; c: 16 341; d: 16 342)

Fig. 13. Averaged grain size composition of 6 cores 30 cm long and 1 gravity core taken on an alongslope profile (cf. Fig. 4) across the area of high Holocene sediment thickness. Gradients are weak but there is a tendency of higher clay ($\leq 6 \mu\text{m}$) content towards the maximum of sediment thickness on the NE side and a corresponding decrease of sand content. Fine silt content runs similar to that of clay. Water depth obviously has no response in grain size composition.

Fig. 14. Grain size ratios of Holocene sediments from the alongslope profile (1050-1090 m) of Fig. 4. The ratio $\geq 63 \mu\text{m} / 20-63 \mu\text{m}$ shows a marked decrease from the distal to the proximal area of the Holocene sediment unit. $20-63 / 6-20 \mu\text{m}$ has a minimum in the proximal area and $6-20 / \leq 6 \mu\text{m}$ shows no regional change.

Fig. 15. Calculated sedimentation rates for different grain size fractions across the Holocene sediment unit on an alongslope profile shown in Fig. 4. The sand sedimentation maximum is located more to SW. Downslope sediment transport with transport capacity for sand (more turbulence, higher density) is topographically controlled to greater depth than little events with less suspended sand. During the relatively longer time of settling the fine grained suspensions are more deflected to the right (NE) by Coriolis force and/or general currents.

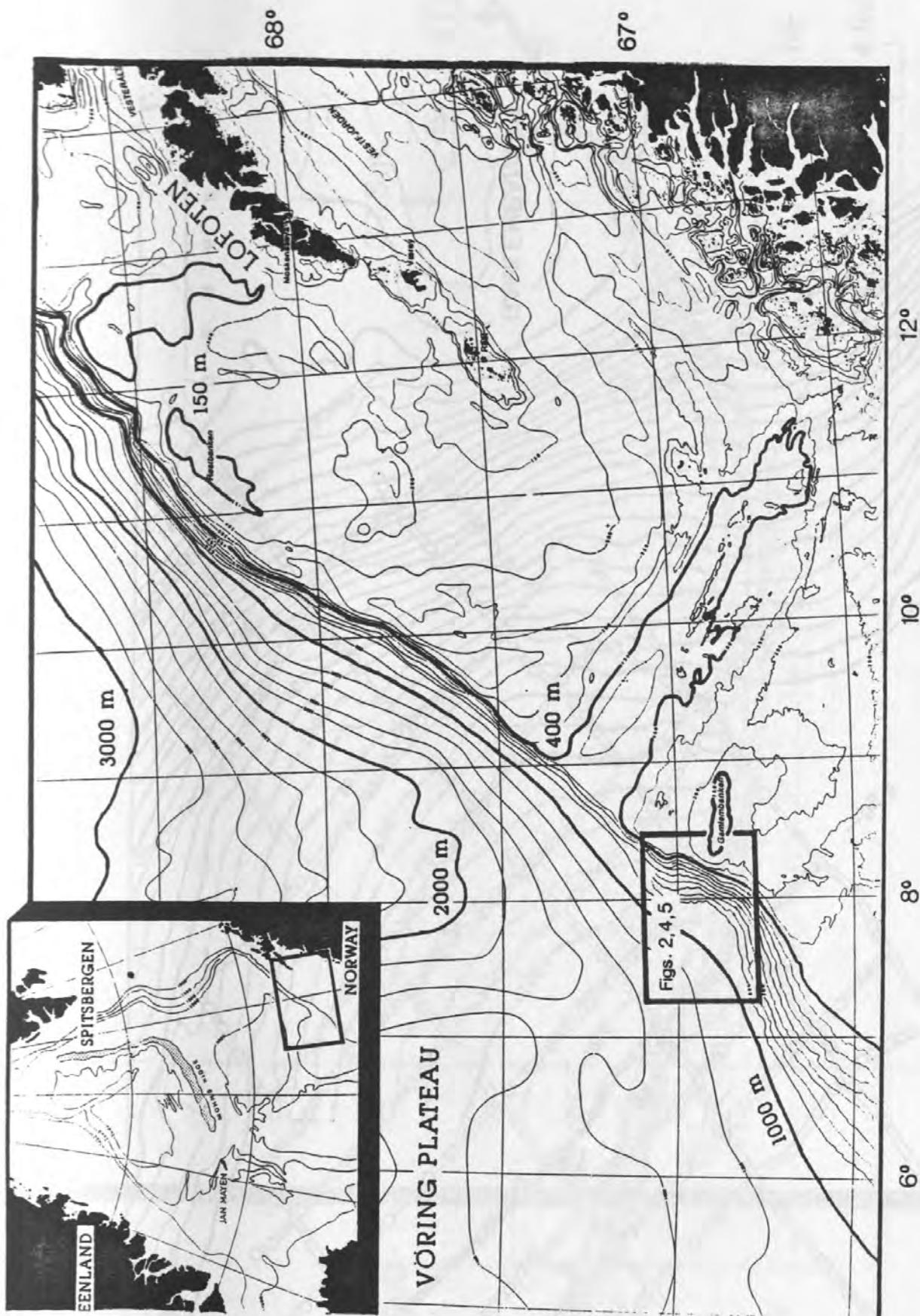
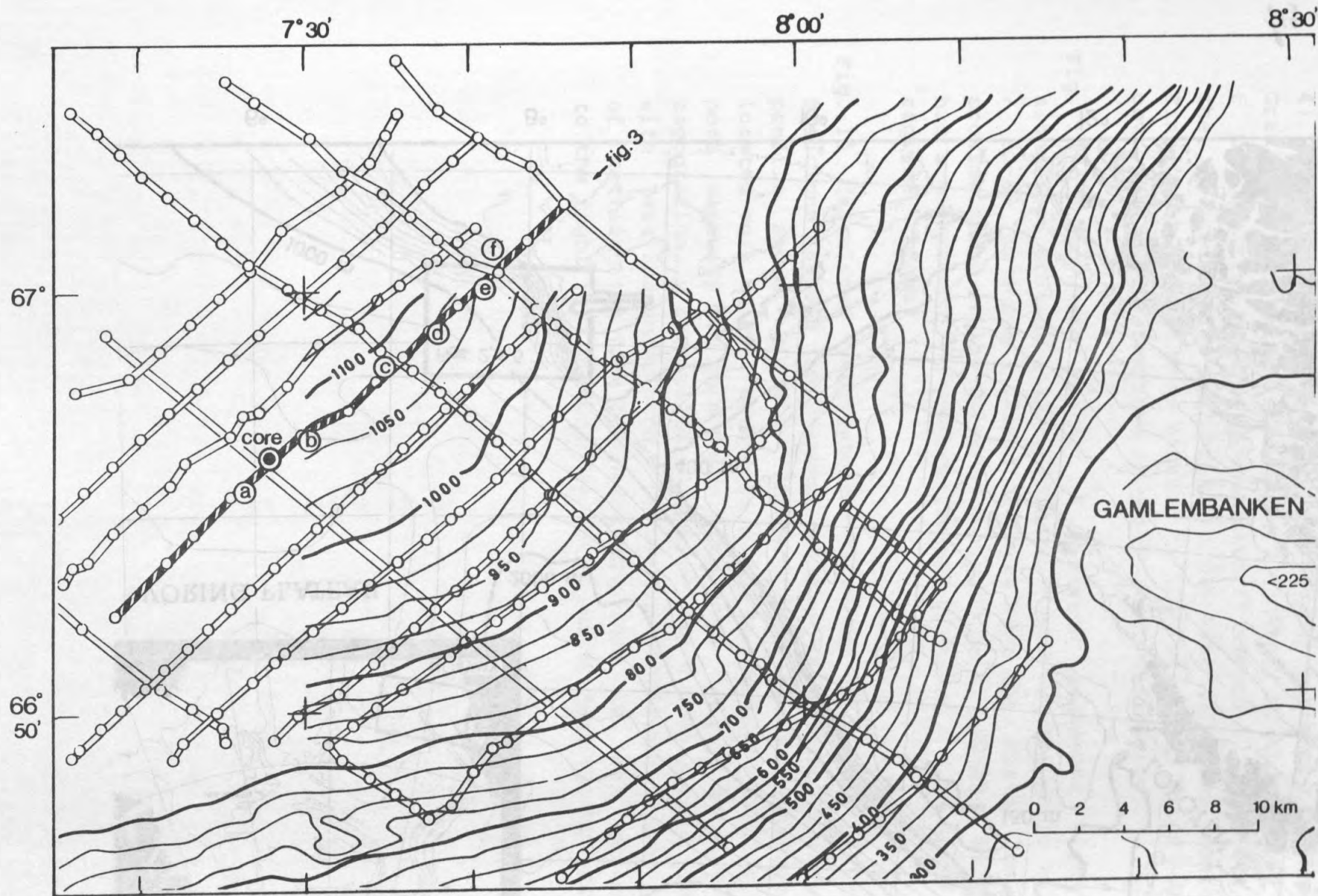


Fig. 1 (continued)



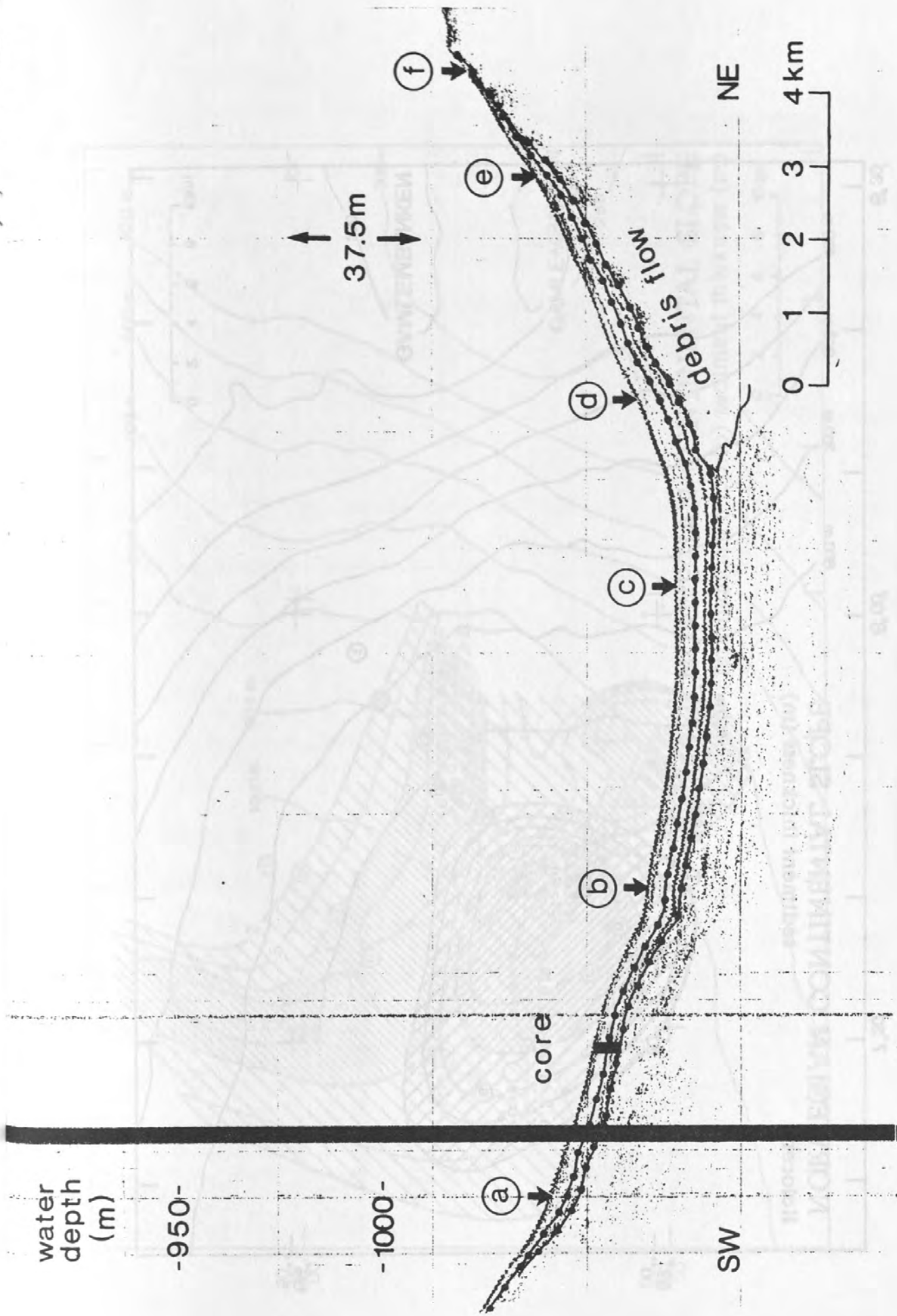


fig. 3 (Europe)

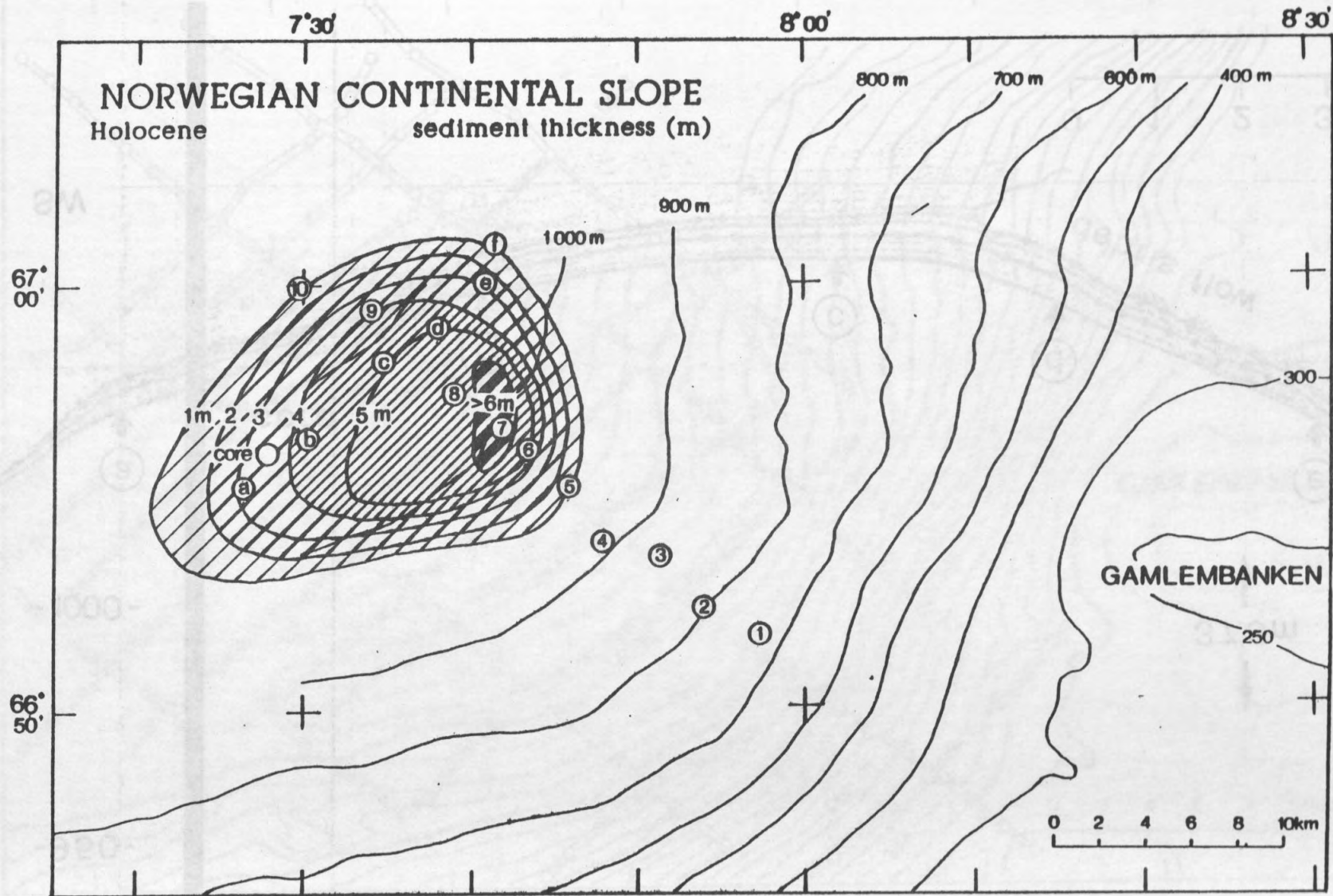


fig. 4 (euro42)

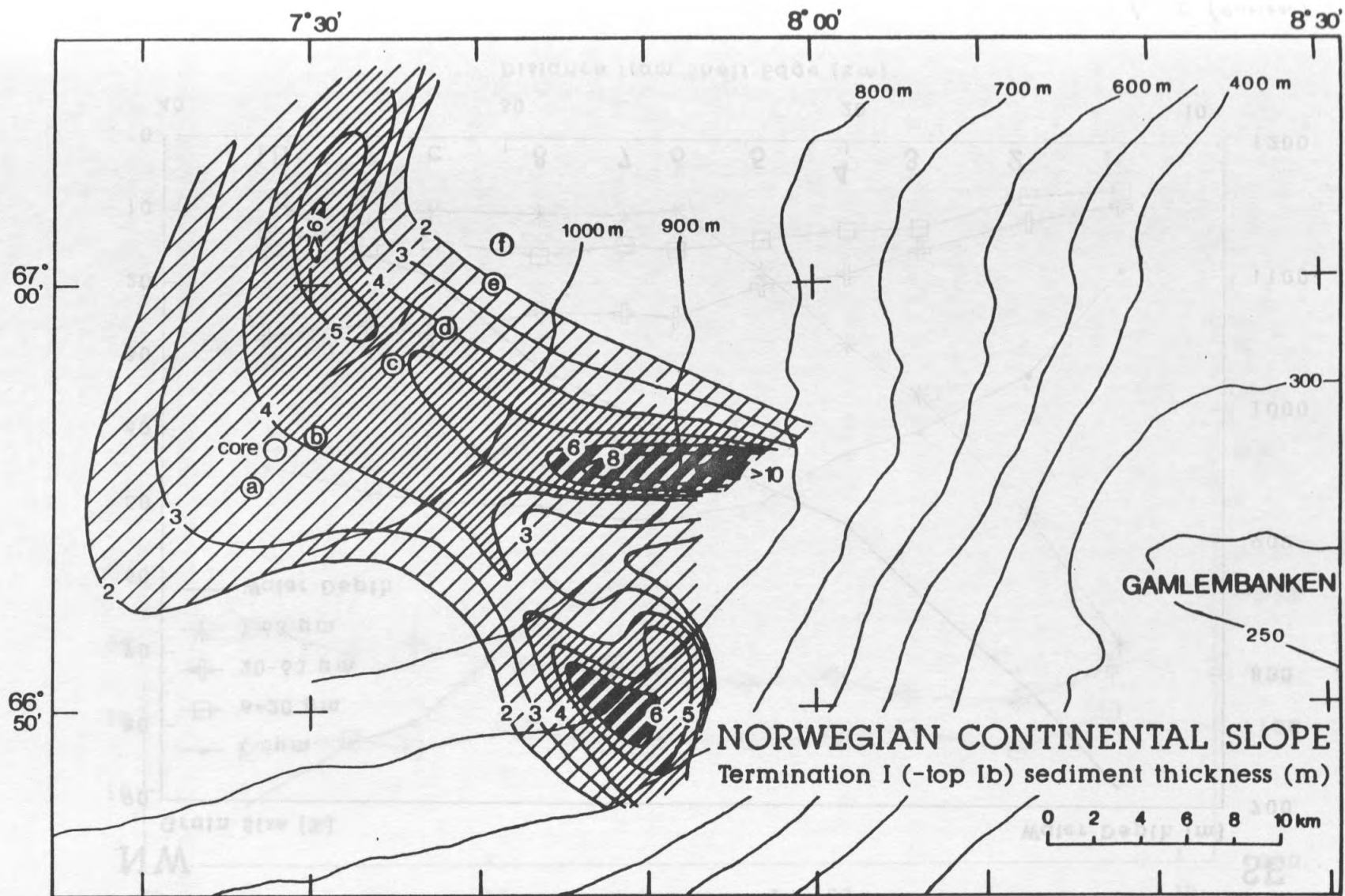


fig. 5 (Norway)

Norwegian Continental Slope (67°N) Holocene Grain Size Distribution Downslope

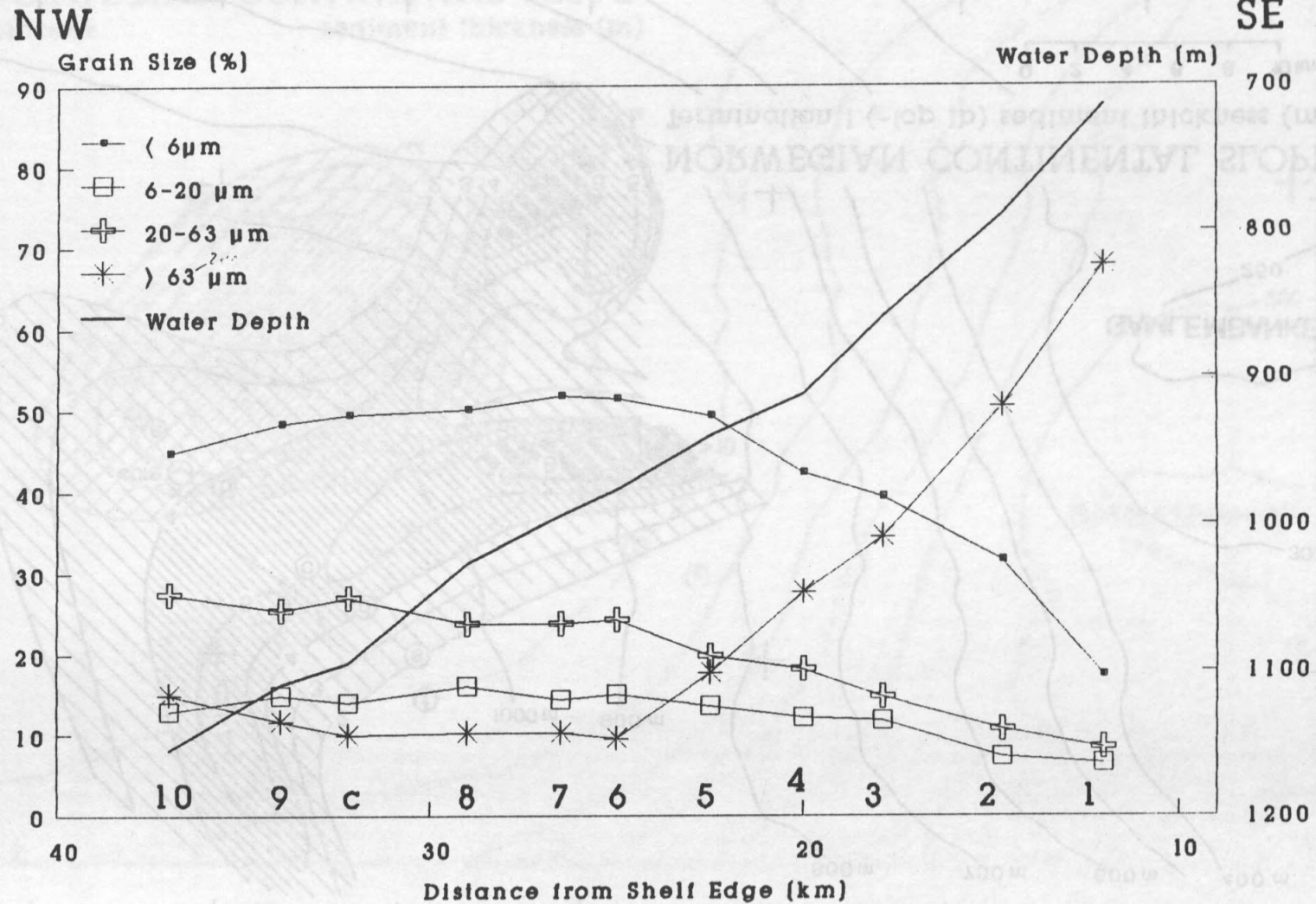


fig. 6 (Europe)

Norwegian Continental Slope (67°N)
Holocene Grain Size Distribution
Downslope (excl. > 63 µm)

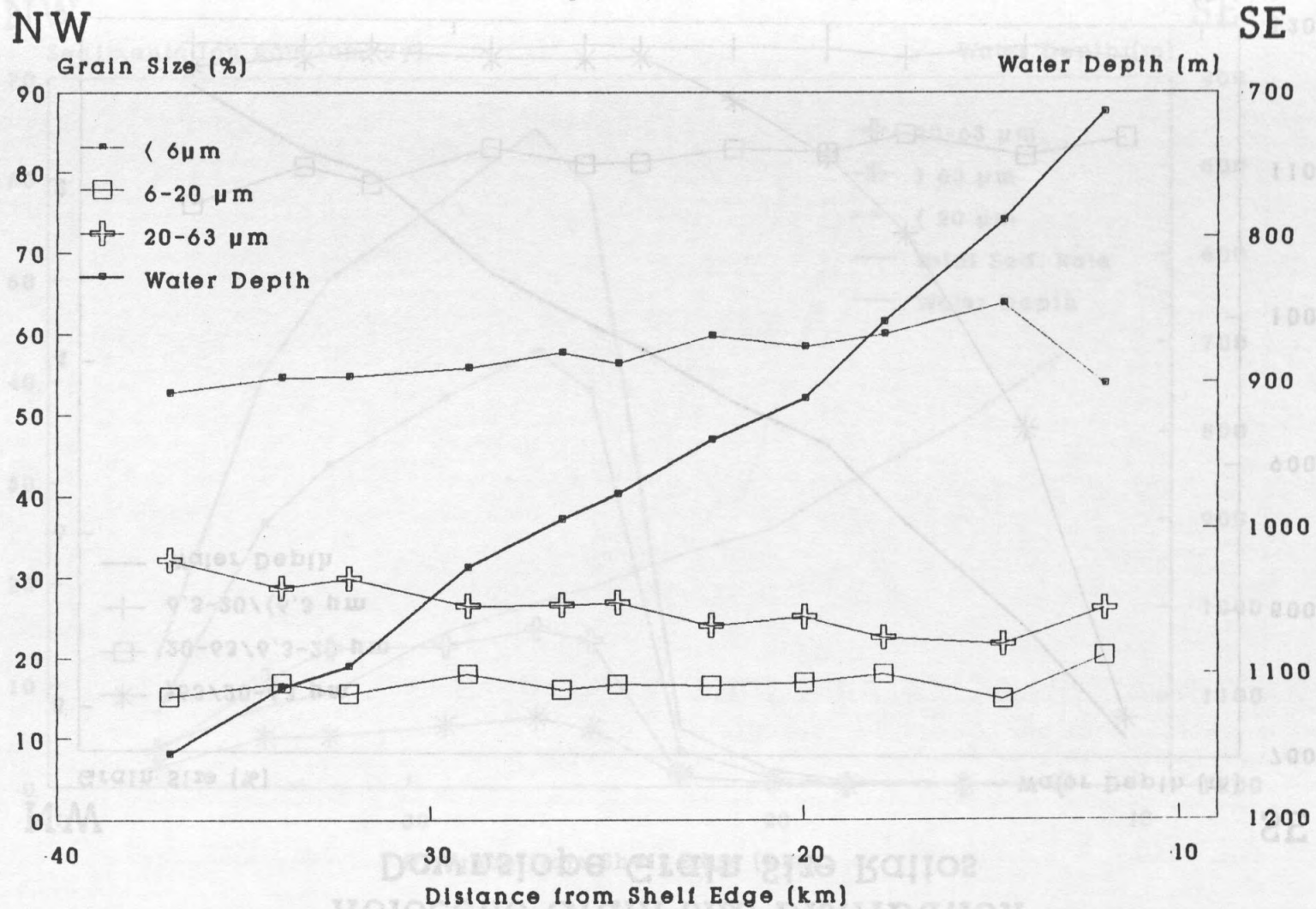


fig. 7 (Rutten)

Norwegian Continental Slope (67°N)
 Holocene Grain Size Distribution
 Downslope Grain Size Ratios

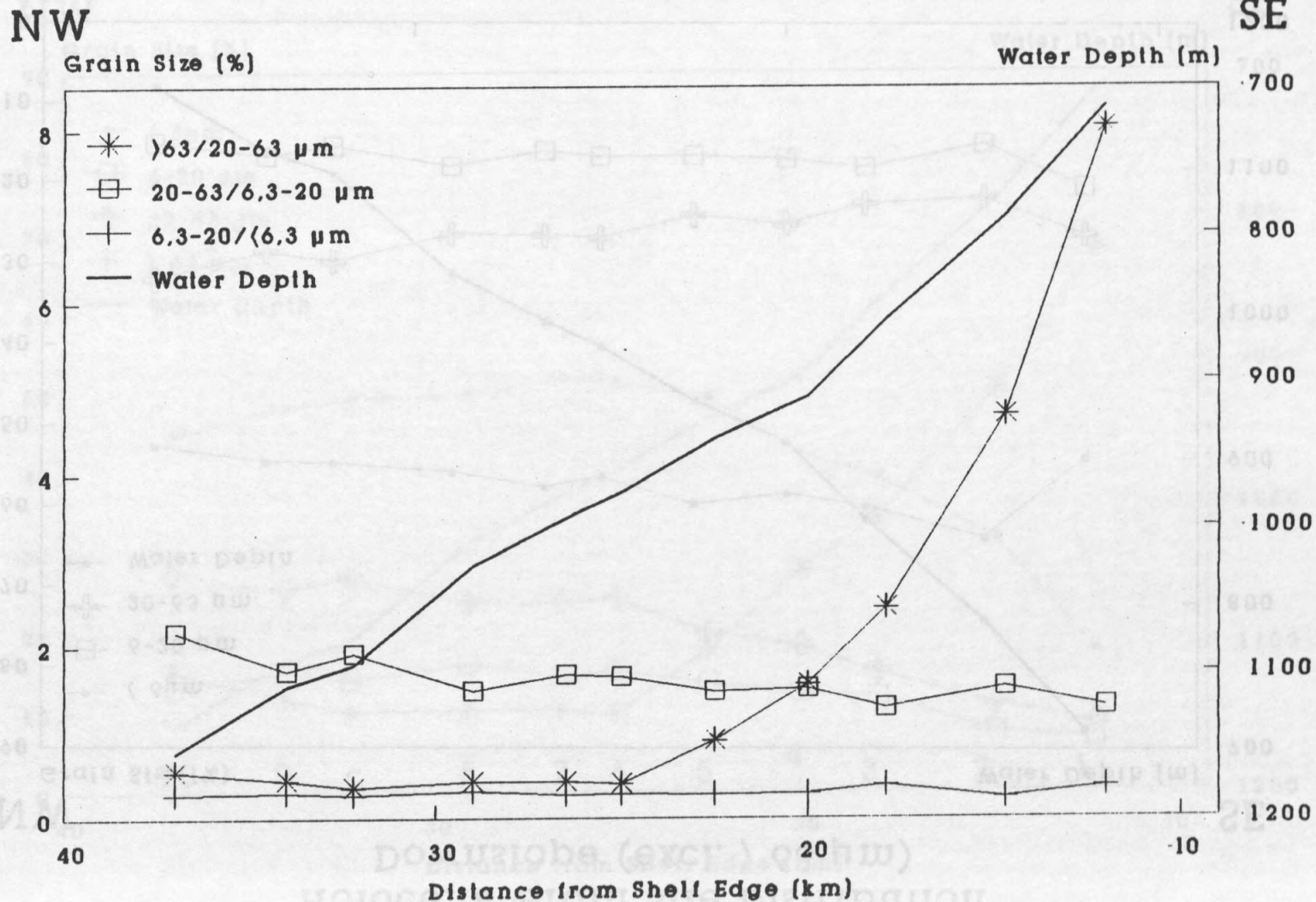


fig. 8 (Ravnøe)

Norwegian Continental Slope (67°N)
Holocene Grain Size Distribution
Downslope Sedimentation Rates

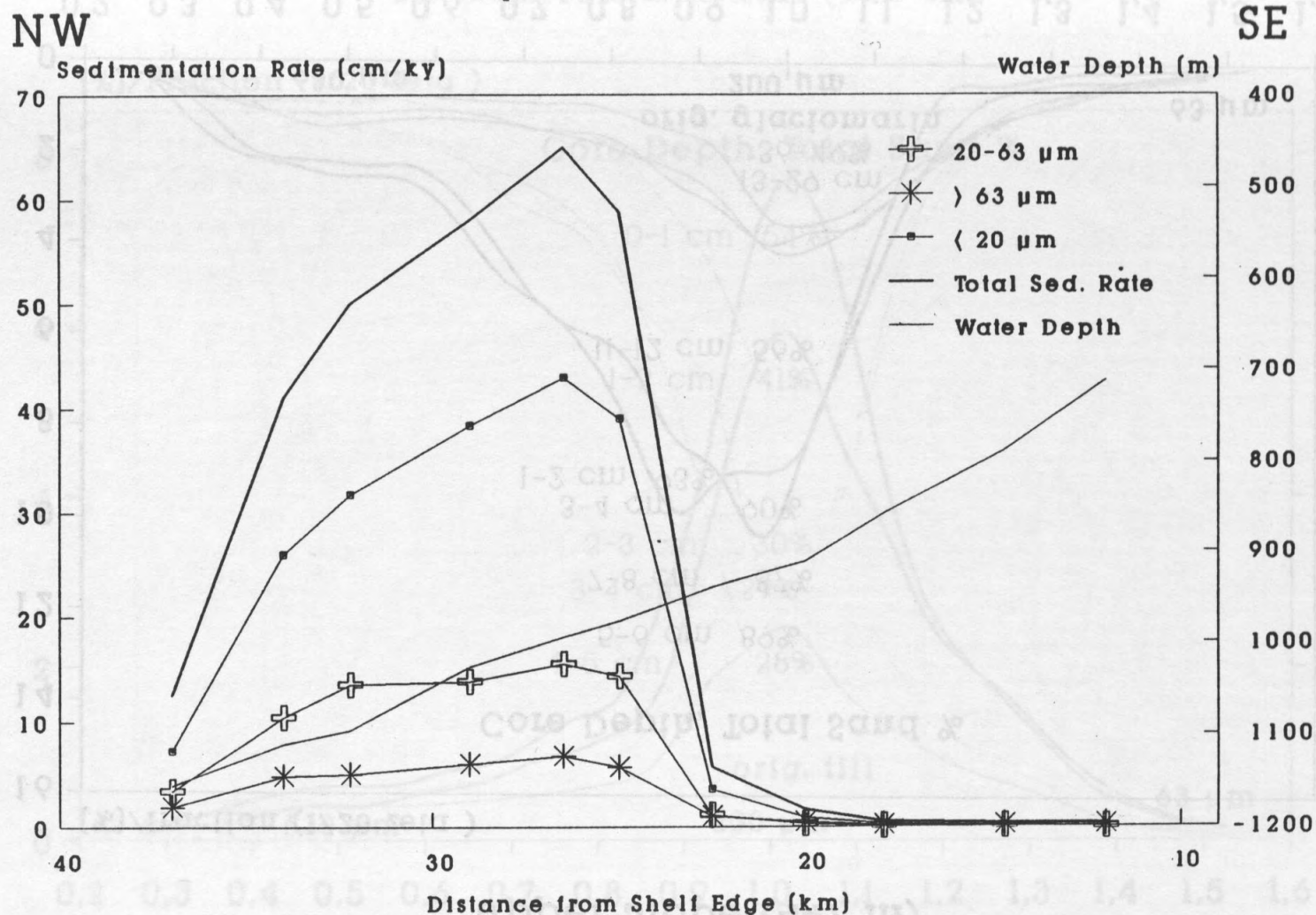


fig 9 (Rumoviz)

Norwegian Continental Slope (67 N)
Grain Size Distribution $> 63 \mu\text{m}$
Upper Slope (447 m)

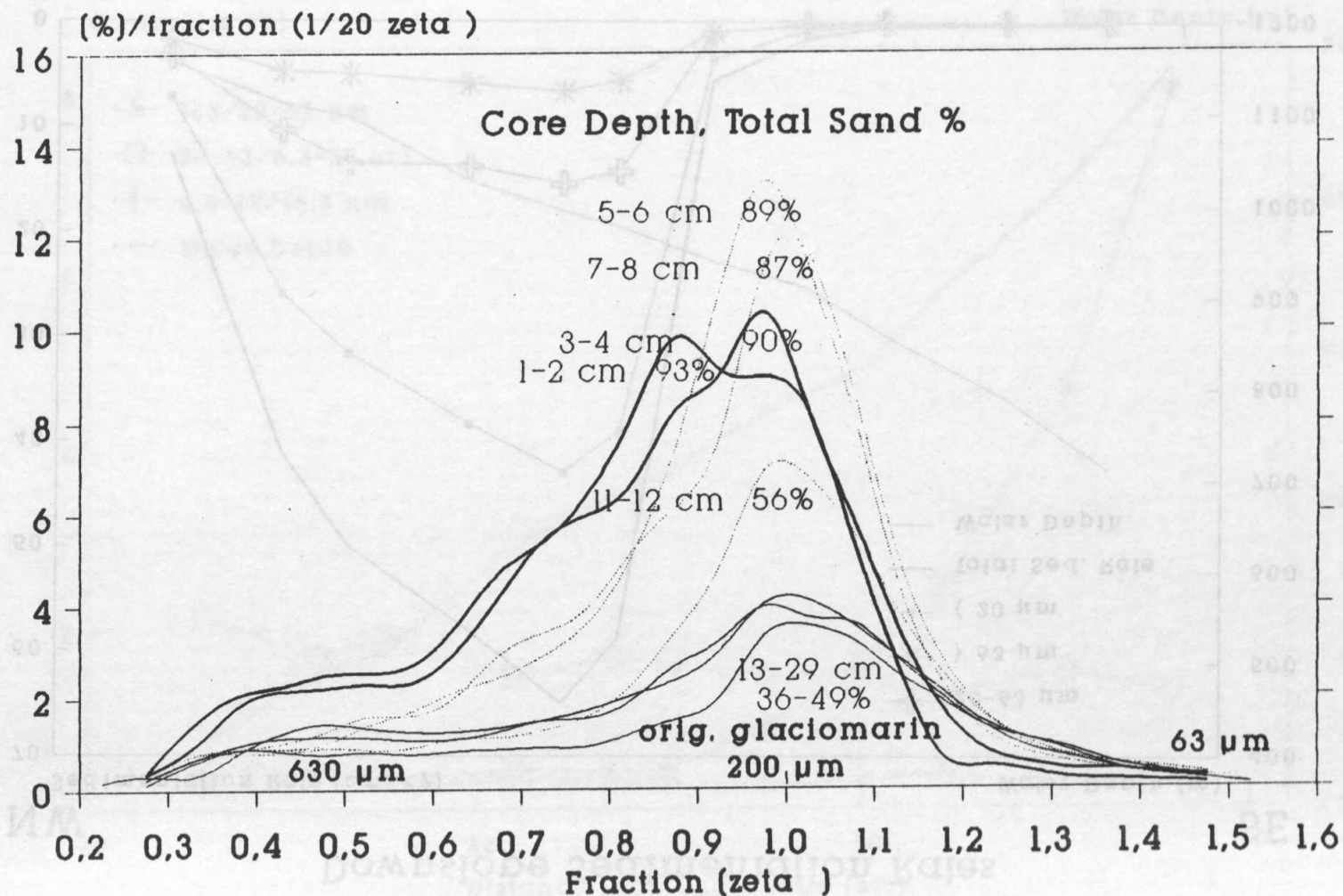


fig 10(Runover)

Norwegian Continental Shelf (67 N)
Grain Size Distribution > 63 μm
SE Gamlembanken (295 m)

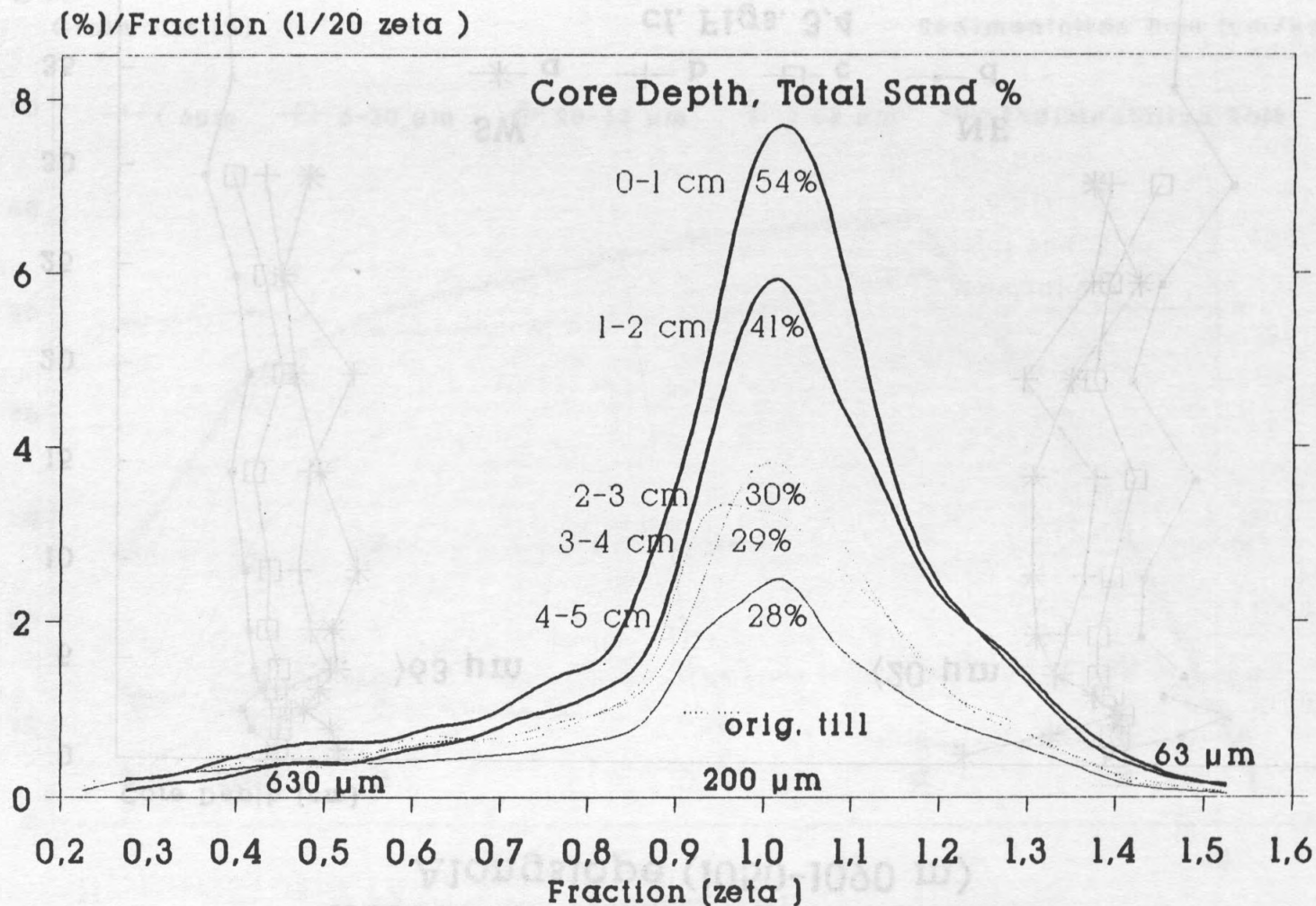


fig. 11 (Rumore)

Norwegian Continental Slope (67°N)
Holocene Grain Size Distribution
Alongslope (1050-1090 m)

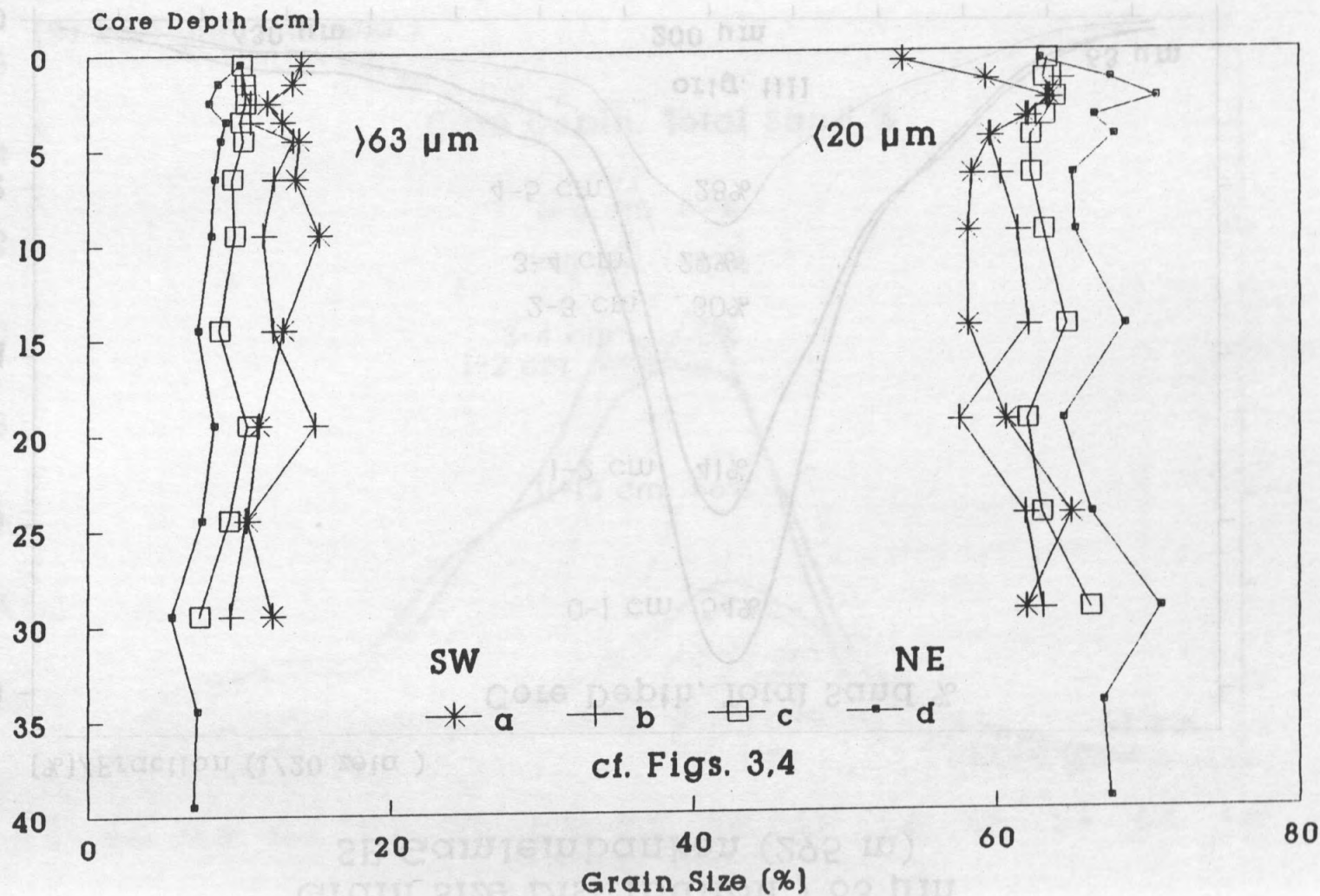


fig. 12 (Remote)

Norwegian Continental Slope (67°N)
 Holocene Grain Size Distribution
 Alongslope (1050-1095 m)

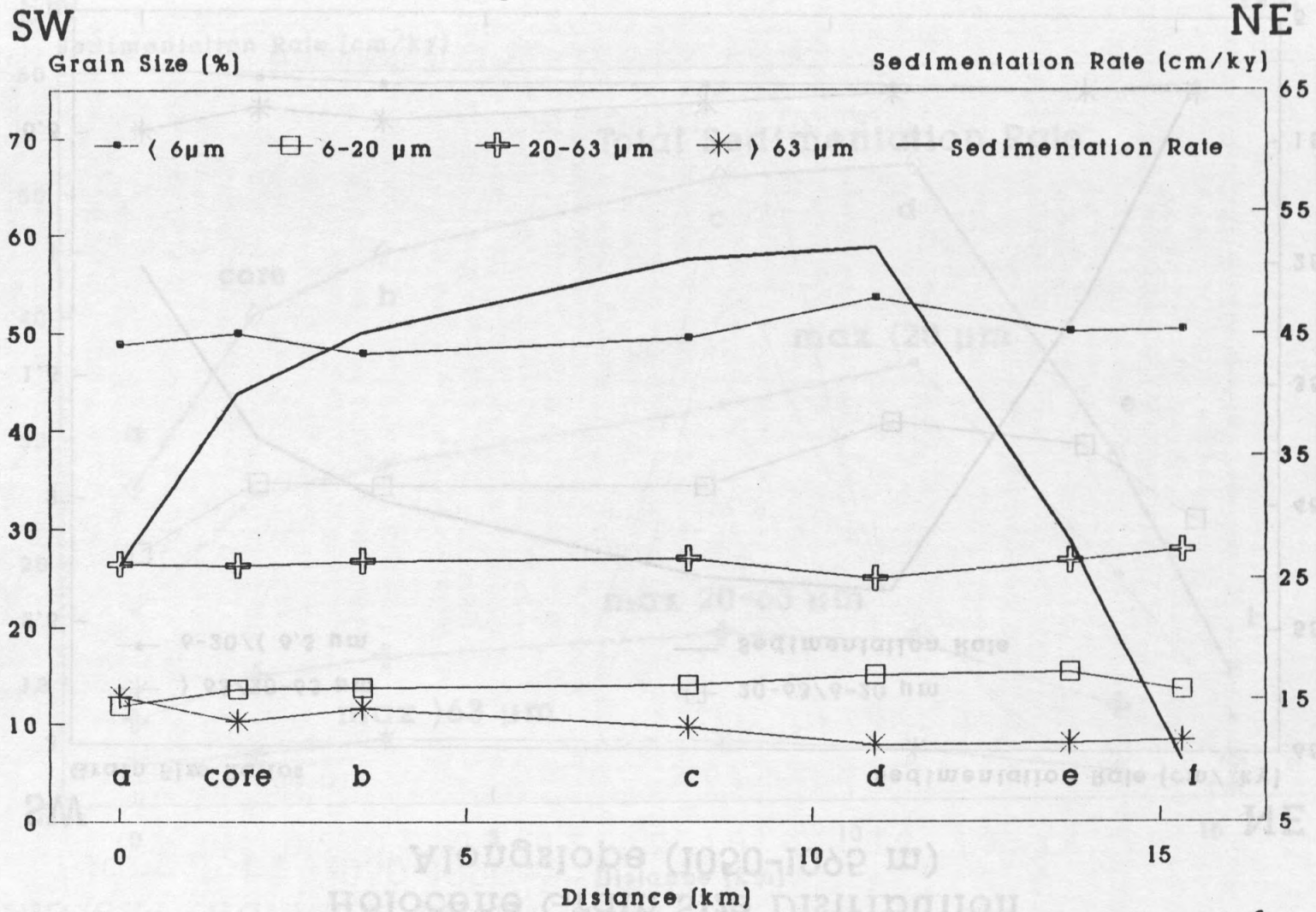


fig. 13 (Runover)

Norwegian Continental Slope (67°N)
Holocene Grain Size Distribution
Alongslope (1050-1095 m)

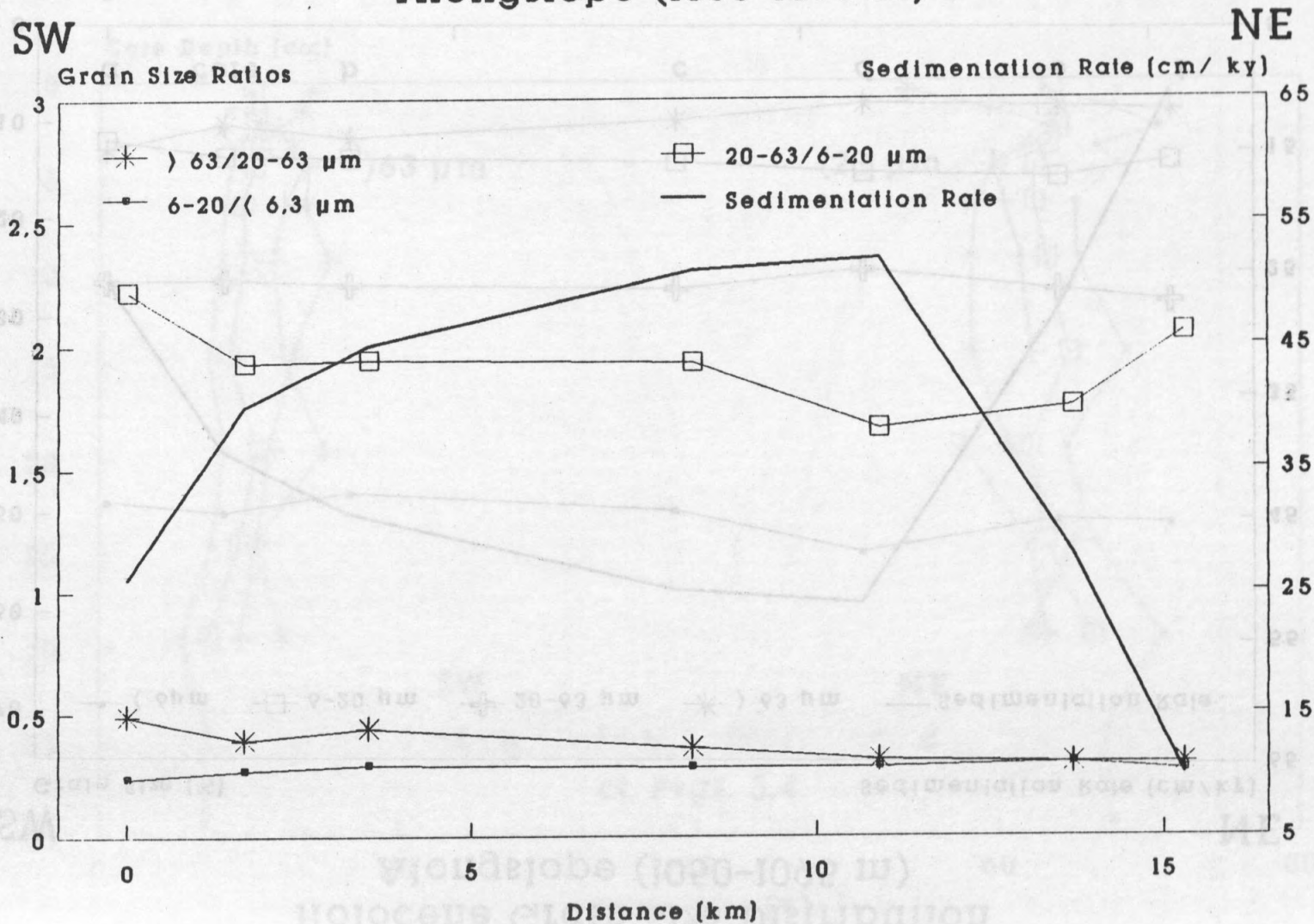


fig 14 (Rumore)

Norwegian Continental Slope (67°N)
Holocene Grain Size Distribution
Alongslope (1050-1095 m)

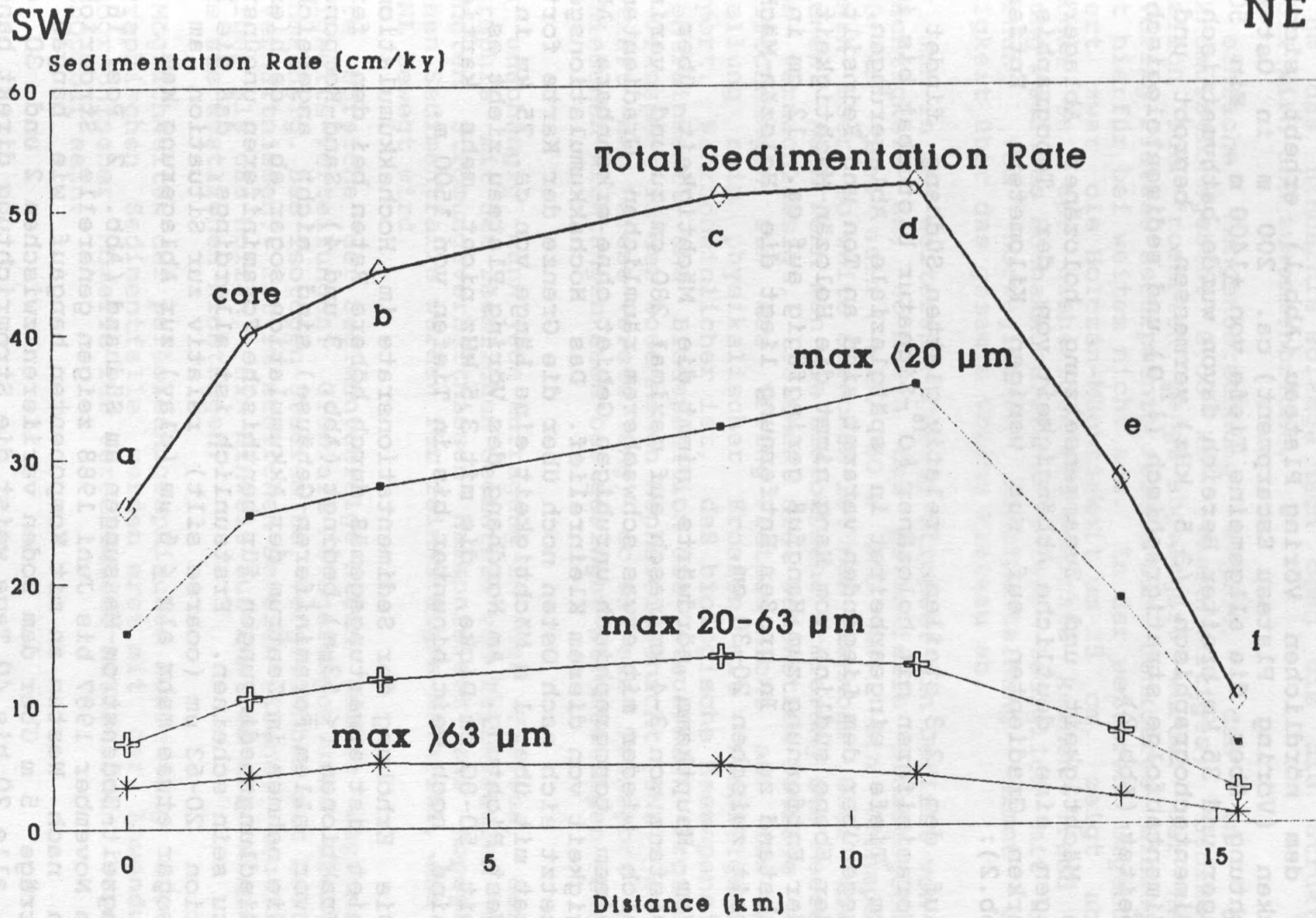


fig. 15 (Rumore)

EINE TOPOGRAPHISCHE SEDIMENTFALLE AUF DEM NÖRDLICHEN VÖRING PLATEAU

Jan Rumohr

Auf dem nördlichen Vöring Plateau (Abb.1) erhebt sich ein Rücken (Vöring Plateau Escarpment) ca. 200 m in Ost-West-Richtung über die allgemeine Tiefe von +1400 m. Ein 50 km langer und 35 km breiter Bereich davon wurde bathymetrisch und sedimentechographisch (3,5 kHz) vermessen, beprobt und die Sedimentabfolge stratigraphisch ($\delta^{18}\text{O}$) und sedimentologisch bearbeitet (Abb.2).

Die Mächtigkeit und Zusammensetzung holozäner Ablagerungen zeigen eine deutliche Abhängigkeit von der Topographie mit starken Gradienten auf nur wenigen Kilometern Entfernung (Abb.2):

- Auf dem 2-3 steilen, relativ glatten Südhang findet man Foraminiferen mit holozäner $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur bioturbat bis in 8 cm Tiefe eingearbeitet in spätglaziale Ablagerungen, die gegenüber dem Liegenden verarmt sind an Ton und Feinsilt. In der Ebene südlich vom Hang nimmt die Holozän-Mächtigkeit mit der Entfernung zum Hangfuß geringfügig auf ca. 12 cm in 5 km Abstand zu. In großer Entfernung liegt die Holozän-Mächtigkeit zwischen 20-30 cm.
- Vom Hauptkamm nördwärts nimmt die Mächtigkeit über eine Distanz von 3-4 km rasch auf maximal 280 cm zu und verringert sich wieder mit etwas schwacherem räumlichen Gradienten in einem topographisch unruhigen Gebiet ohne erkennbare Abhängigkeit von diesem Kleinrelief. Das Hochakkumulationsgebiet setzt sich nach Osten noch über die Grenze der Karte fort und hat mit über 1 m Mächtigkeit eine Länge von ca. 75 km in Ost-West Richtung. Am Nordhang des Vöring Plateau zieht es sich mit 50-80 cm Dicke, die mit 3,5 kHz nicht mehr kartierbar sind, noch weit hinunter bis in Tiefen von 1500 m.
- Die Erhöhung der Sedimentationsrate im Hochakkumulationsgebiet ist erwartungsgemäß durch höhere Raten bei den feinen Fraktionen ($< 63\mu\text{m}$) bedingt (Abb. 3 und 4). Sand-Komponenten (vor allem Foraminiferen-Gehäuse) sind nicht angereichert. Sie nehmen im Zentrum der Akkumulation sogar ab, da hier die Siedlungsbedingungen für benthische Foraminiferen ungünstiger zu sein scheinen. Erstaunlich ist allerdings, daß die Fraktion 20-63 μm (coarse silt) relativ zur Situation am Hang sogar etwas mehr als $\leq 6\mu\text{m}$ (clay) zur Ablagerung kam.

Langzeit-Bodenstrom-Messungen am Südhang (Abb. 2, Pos. 16 055) vom November 1987 bis Juni 1988 zeigen generelle Stromrichtungen nach Westen an mit Komponenten hangauf wie hangab. Die Beträge 5 m über dem Boden variieren zwischen 2 und 30 cm/s. Ca. alle 20 bis 40 Tage weist die Stromrichtung direkt hangab.

Besonders die letzte Beobachtung spricht für die Vorstellung, daß sich, angeregt durch Strömungen aus Südosten, über dem Rücken topografische Wirbel ausbilden, die mit einer für diese

Breiten typischen Lebensdauer von ca. 25 bis 35 Tagen nördlich vom Hauptkamm für ruhige Zonen sorgen, in denen das schräg hangauf transportierte Material sedimentieren kann. Diese sog. Taylor-Säulen sind anticyclonale Wirbel mit ± 25 km Durchmesser, die sich um Hindernisse bilden, wenn sie von einem geschichteten Wasserkörper angeströmt werden. Die Dichteschichtung wölbt sich um das Hindernis solange nach oben bis die Struktur instabil wird und zusammenbricht.

Eine einfache Mengenberechnung ergibt, daß in dem Hochakkumulationsgebiet $0,53 \text{ km}^3$ (wasserhaltiges) Sediment zusätzlich zur "normalen" Menge abgelagert wurde. Der Hang des Vöring Plateau Escarpments reicht als denkbare Einzugsgebiet hierfür bei weitem nicht aus. In der weiteren Umgebung variiert zwar die Holozän-Mächtigkeit um 25 cm, zeigt aber zumindest bei der bisherigen Probendichte keinen Trend in Richtung auf das Hochakkumulationsgebiet; lediglich mit der Entfernung vom norwegischen Kontinentalhang nimmt die Mächtigkeit über das gesamte Vöring Plateau ab.

Nimmt man in der weiteren Umgebung stromauf ein Defizit von 5 cm Mächtigkeit an, so müßte das potentielle Einzugsgebiet 10.000 km^2 groß sein (z.B. $50 \times 200 \text{ km}$). Ein Transport bodennah über so weite Strecken ist nur denkbar über viele Stationen. Auch wenn man die biologische Armierung des Meeresbodens vernachlässigt, reichen die Bodenstrom-Beträge aus Modellrechnungen für das Vöring Plateau nicht aus für die Vorstellung rein physikalischer Erosion mit nachfolgendem Transport. Wahrscheinlicher ist, daß biologische Resuspension (bio-entrainment) und Biodeposition die steuernden Prozesse beim Transport in der bodennahen Nepheloidschicht (BNL) sind. Akzeptiert man diese Vorstellung, so ist ein Transport aus verschiedenen Richtungen auch bei geringen Strombeträgen denkbar.

Davon unabhängig kann jede Aufragung in der Tiefsee, deren Topographie mit der räumlichen Geometrie von Taylorsäulen und geeigneten Strömungsverhältnissen harmonisiert zur topographischen Sedimentfalle werden für feinkörniges Material, das in der BNL bewegt wird.

Tiefere Bereiche der Sedimentabfolge haben andere regionale Mächtigkeits-Verteilungen: Glaziale Ablagerungen sind überall gleichmächtig. Das Isotopen-Stadium 5e, vergleichbar mit heutigen Verhältnissen, ist im südlichen Bereich (Ebene) deutlich mächtiger als das Holzän, ein Hinweis auf Anstrom des Hindernisses aus westlichen Richtungen.

Die Möglichkeiten der paläozeanographischen Ausdeutung dieser topographischen Sedimentfalle werden erst mit der Anwendung ozeanographischer Modelle für verschiedene Situationen besser ausschöpfbar sein.

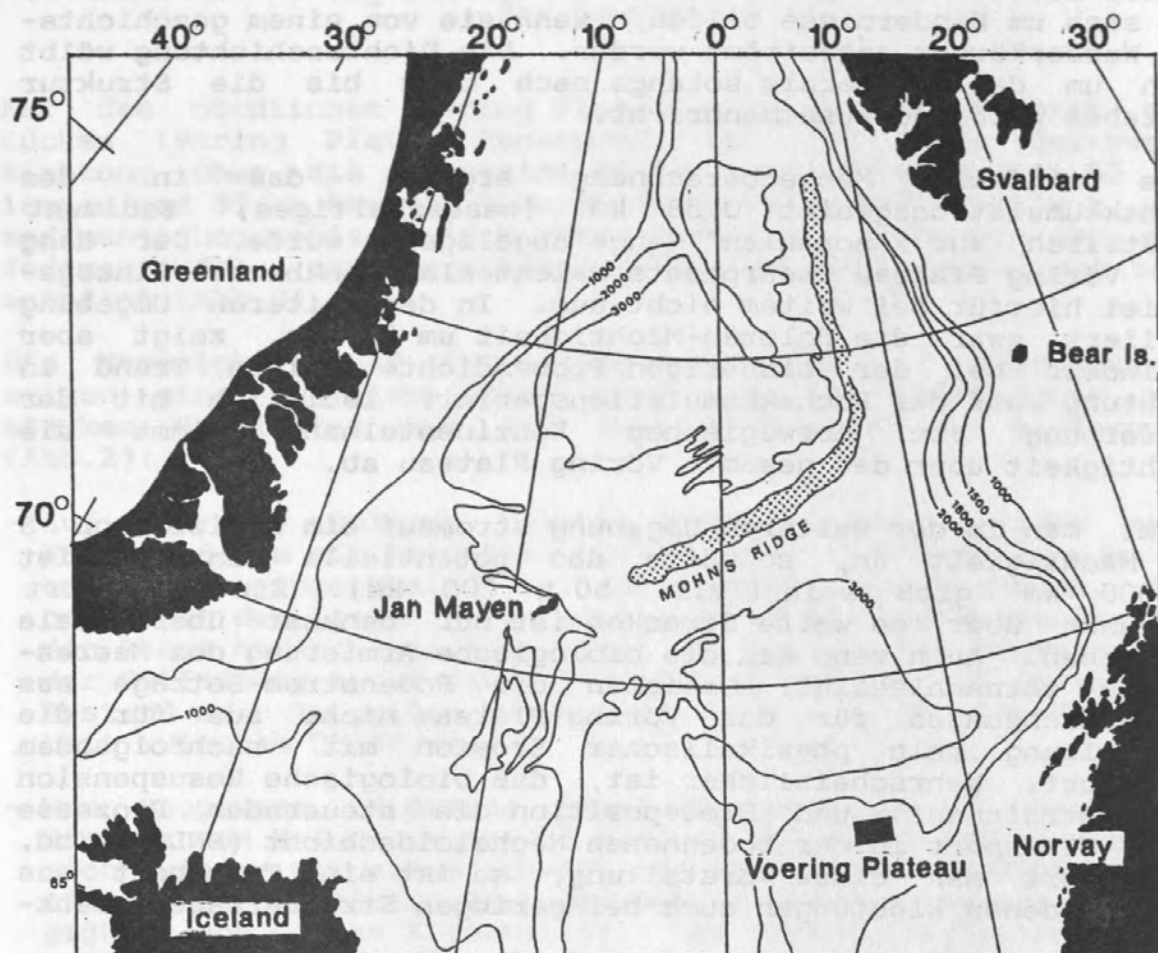


Abb. 1: Lage des Arbeitsgebietes auf dem Vøring-Plateau.

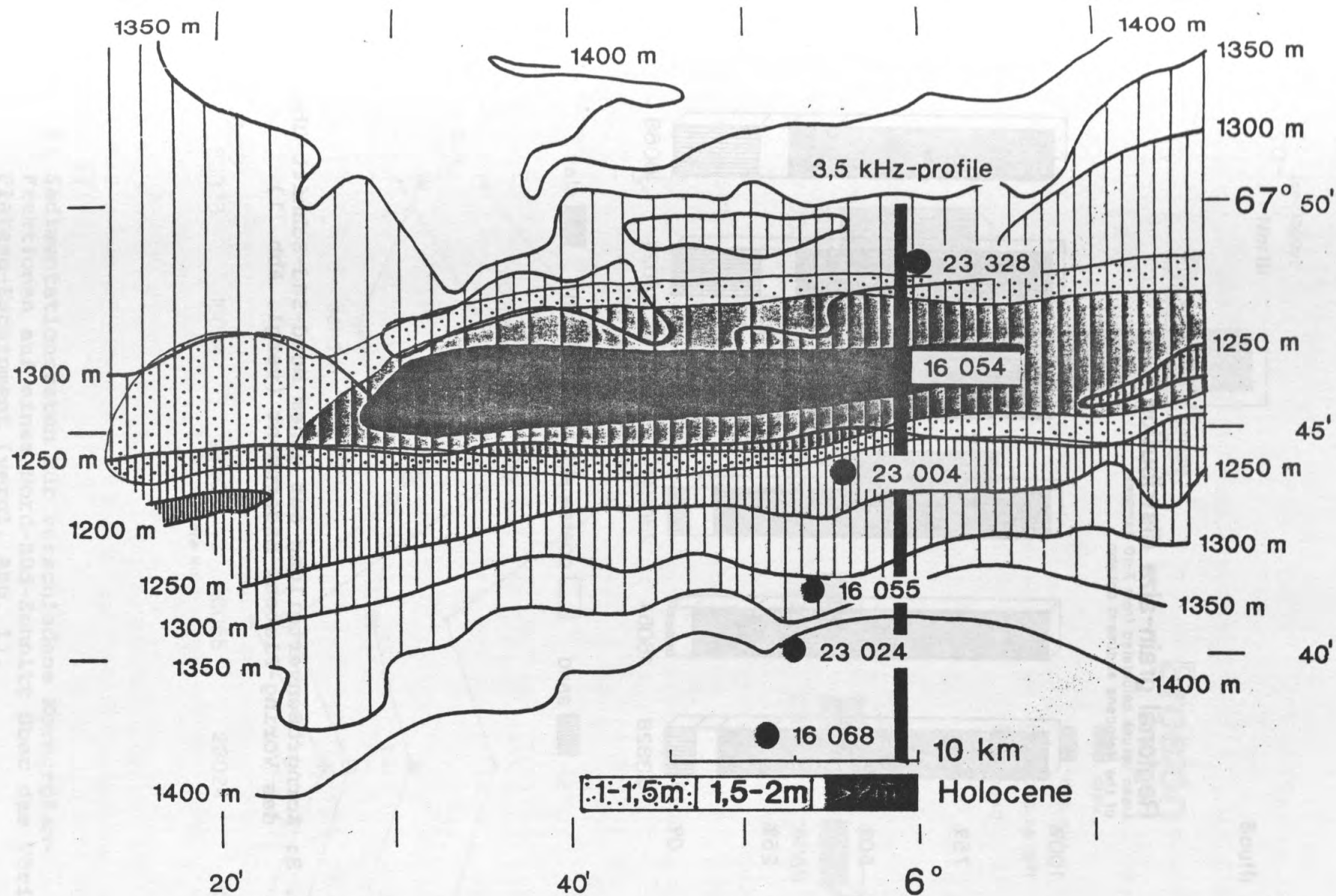


Abb. 2: Bathymetrie und holozäne Sediment-Mächtigkeit auf dem nördlichen Vöring-Plateau.

Regional grain-size distribution

Mean values calculated from 7-10 samples
of the Holocene sediment column

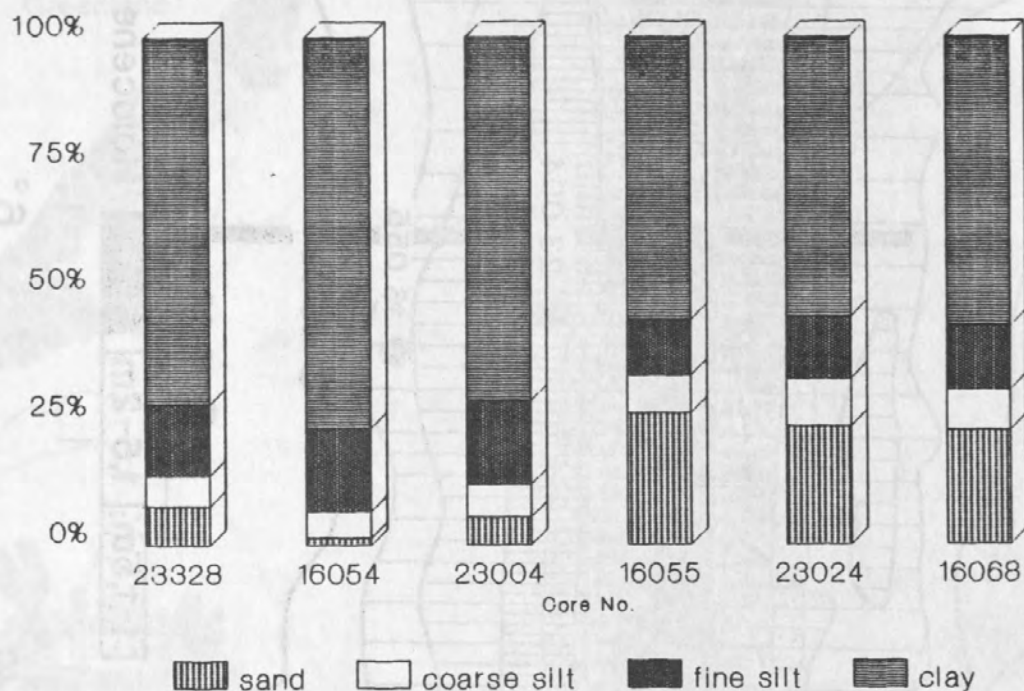


Abb. 3: Korngrößenverteilung auf einem Nord-Süd-Schnitt über das Vöring-Plateau-Escarpment (vergl. Abb. 1).

Regional Sedimentation-Rates

Values calculated from 7-10 samples
and thickness of Holocene sediments

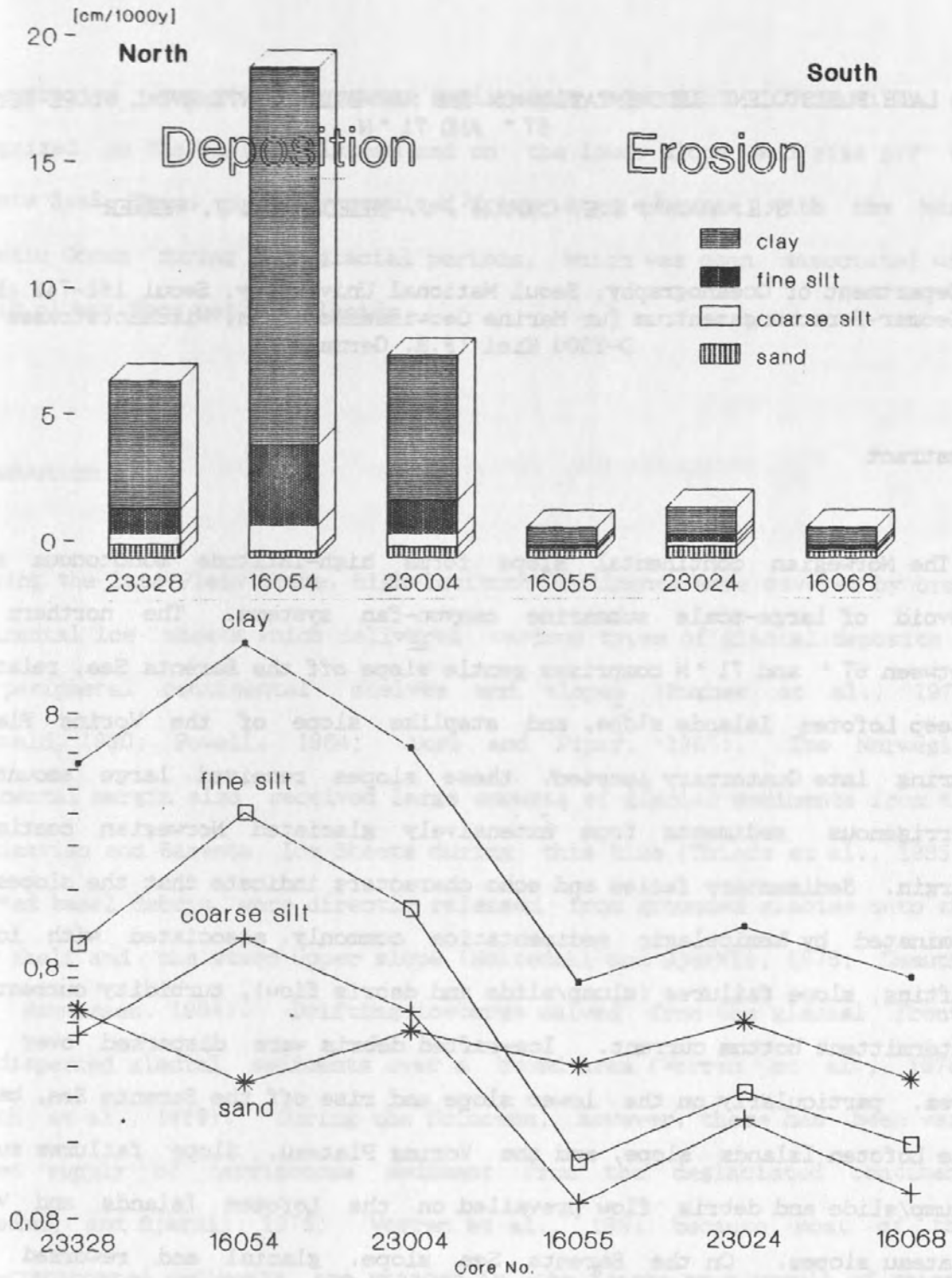


Abb. 4: Sedimentationsraten für verschiedene Korngrößen-Fraktionen auf einem Nord-Süd-Schnitt über das Vöring-Plateau-Escarpment (vergl. Abb. 1).

LATE PLEISTOCENE SEDIMENTATION ON THE NORWEGIAN CONTINENTAL SLOPE BETWEEN
67° AND 71°N

S.H. YOON¹, S.K. CHOUGH¹, J. THIEDE² and F. WERNER²

¹Department of Oceanography, Seoul National University, Seoul 151-742 (Korea)

²Geomar-Forschungszentrum für Marine Geowissenschaften, Wischhofstrasse 1-3,
D-2300 Kiel (F.R. Germany)

Abstract

The Norwegian continental slope forms high-latitude monotonous slopes devoid of large-scale submarine canyon-fan systems. The northern part between 67° and 71°N comprises gentle slope off the Barents Sea, relatively steep Lofoten Islands slope, and steplike slope of the Voring Plateau. During late Quaternary ~~period~~, these slopes received large amounts of terrigenous sediments from extensively glaciated Norwegian continental margin. Sedimentary facies and echo characters indicate that the slopes were dominated by hemipelagic sedimentation commonly associated with iceberg rafting, slope failures (slump/slide and debris flow), turbidity current, and intermittent bottom current. Ice-rafted debris were dispersed over broad area, particularly on the lower slope and rise off the Barents Sea, base of the Lofoten Islands slope, and the Voring Plateau. Slope failures such as slump/slide and debris flow prevailed on the Lofoten Islands and Voring Plateau slopes. On the Barents Sea slope, glacial and reworked shelf sediments were funnelled by broad Bear Island Trough forming underflows (bottom currents); on the upper slope, sediment were further transported by turbidity currents and bottom traction current with high sediment

concentration excavating numerous small-scale channels. Contourites are recognized on the Voring Plateau and on the lower slope and rise off the Barents Sea. These probably resulted from water exchange with the North Atlantic Ocean during interglacial periods, which was open associated with turbid plumes from melting glacier.

Introduction

During the late Pleistocene, high-latitude continents were covered by broad continental ice sheets which delivered various types of glacial deposits to the peripheral continental shelves and slopes (Hughes et al., 1977; Grosswald, 1980; Powell, 1984; Aksu and Piper, 1987). The Norwegian continental margin also received large amounts of glacial sediments from the Scandinavian and Barents Ice Sheets during this time (Thiede et al., 1986). Unsorted basal debris were directly released from grounded glacier onto the outer shelf and the steep upper slope (Holtedahl and Bjerkli, 1975; Damuth, 1978; Rasmussen, 1984). Drifting icebergs calved from the glacial fronts have dispersed glacial sediments over a broad area (Vorren et al., 1978; Henrich et al., 1989). During the Holocene, however, there has been very reduced supply of terrigenous sediment from the deglaciated continent (Holtedahl and Bjerkli, 1975; Vorren et al., 1984) because most of the river-transported sediments are trapped in the fjords as a result of raised sea level and because current-winnowed shelf sediments are mainly transported along the coast (Qvale, 1986).

Although extensive studies (Holtedahl and Bjerkli, 1975, 1982; Vorren et

al., 1978, 1984; Rokoengen et al., 1979) have been made on the sedimentary processes associated with glacier development on the Norwegian continental shelf during late Pleistocene, only a few studies (Damuth, 1978; Henrich et al., 1989) have concentrated on the slope province. This paper is dedicated to the late Pleistocene sedimentation of the northern Norwegian continental slope between 67° and 71°N (Fig. 1), based on analyses of gravity cores, high-resolution (3.5 kHz) and airgun seismic profiles, and Sea-Beam bathymetric data. Sedimentary facies and echo characters reveal sedimentary processes that were operative on the high-latitude slopes including hemipelagic settling from drifting icebergs, downslope mass movements (slump/slide, debris flow and turbidity current) and bottom currents. These sedimentary criteria are important for reconstructing paleoceanography.

Materials and methods

Twenty-seven gravity cores (120–650 m long) were collected from the northern Norwegian continental slope during polar research of R/V Polarstern in 1983 (Augstein et al., 1984). Of these, sixteen cores (Fig. 1; Table 1) provided basic data for sedimentary facies analysis. Recovered cores were cut lengthwise, then the halves of split cores were described in situ and sliced (1 cm thick) and sealed in plastic slabs for X-radiography. On X-radiographs, primary sedimentary structures, biogenic sedimentary structures and secondary deformed structures are described in detail. Grain size of raw sediment samples and samples prepared in freeze-dried impregnated thin sections (Bouma, 1969) were analyzed using Sedigraph 5000D and petrographic microscopes, respectively.

High-resolution (3.5 kHz) and airgun seismic profilings as well as Sea-Beam bathymetric swath survey were also deployed during this cruise to obtain the information on topography and regional sediment distribution. The 3.5 kHz seismic profiling system aboard R/V Polarstern consists of sparker source and an Ocean Research Equipment transceiver (ORE Model No. 140). Eighty-two 3.5 kHz profiles were completed along and crossing the slopes (Fig. 2). Deep seismic reflection profiling system with 1.2 and 2.0 l airguns collected six profiles crossing the slopes. Sea-Beam (Prakla-Seismos), a multibeam echo-sounding system, also recorded detailed seafloor morphology on the Voring Plateau.

Slope morphology

The northern Norwegian continental slope between 67° and 71°N lies between 200 and 3,000 m in water depth and shows relatively smooth topography lacking large-scale submarine canyon-fan systems. It comprises three physiographic provinces: 1) gentle slope off the Barents Sea, 2) relatively steep and narrow Lofoten Islands slope between 68° and 70°N, and 3) steplike slope of the Voring Plateau (Fig. 1).

The southwestern slope off the Barents Sea bulges outward with much gentle gradient (<1°) and grades into a well-developed continental rise averaging 160 km in width. The shelfbreak and the upper continental slope between 70° and 71° are incised by numerous small gullies (Fig. 3; profile A). These gullies initiate near the shelfbreak and merge into larger and broader channels downslope. On the mid to lower slope, acoustically transparent mass extends downslope for about 100 km (Fig. 4; profile C). This mass is about

20 m thick and shows small-scale blocky or hummocky surface roughness and steep escarpment upslope. The gentle lower slope and rise are relatively smooth, but show some local irregularities.

The continental slope off the Lofoten Islands is steeper ($2-7.5^\circ$) and narrower, and exhibits hummocky or blocky topography with varying relief from a few to a few tens of metres (Fig. 5; profiles D, E and F). Bugge (1983) and Kenyon (1987) reported that a number of small-scale slope failures are ubiquitous on steep upper to mid parts of this slope. The rugged slope progressively becomes less irregular downslope, but slope gradient does not change significantly. At a water depth of 2,500 m, it passes abruptly into the Lofoten Basin, where seafloor is very smooth.

The Voring Plateau, a basement high with relatively flat surface between water depths of 1,200 and 1,400 m, divides the slope into inner and outer portions with gentle gradient ($1-2^\circ$). Most area of the Voring Plateau is relatively smooth only with slightly rolling topography (Fig. 6; profile I). In contrast, the northeastern part of the Voring Plateau shows very rugged morphology with a varying relief (Fig. 6; profile J). The northeastern slope of the Voring Plateau forms an embayment carved by large-scale slope failure with small-scale surface roughness which seems connected with the Traendjupet, a transverse trough on the shelf (Bugge, 1983; Kenyon, 1987).

Echo characters

On the 3.5 kHz high-resolution seismic profiles, seven discrete echo types are identified on the basis of clarity, continuity and shape of bottom and

subbottom echoes together with seafloor morphology (Table 2). Five types were previously defined by Damuth (1975, 1978) and Chough et al. (1985b), and two others are newly recognized in this study.

Type IA-3

Type IA echo is characterized by relatively sharp bottom reflectors without subbottom reflectors and by hummocky or blocky topography with varying relief from a few to tens of m (Fig. 5; profiles D, E and F). The sharp bottom reflectors are generally returned from outcropping rocky basement or the seafloor covered with coarse-grained sediments where little or no sound penetrates to subsurface potential reflectors (Damuth, 1975, 1978). Damuth (1978) has reported that sharp distinct echoes without subbottom reflectors (type IA-1 and IA-2) are recorded mainly on the continental shelf in the Norwegian Sea, reflecting rocky basement or glacial till deposits. But the morphological characteristics of type IA-3 echo are suggestive of large-scale slope failure because blocky and hummocky morphology on the slope province is generally regarded characteristic of upslope portions of slump and debris flow deposits with some irregularities (Jacobi, 1976; Knebel and Carlson, 1979; Nardin et al., 1979; Chough et al., 1985a). Thus, the type IA-3 echo may be indicative of coarse-grained deposits of gravity-induced slope failures such as slump and debris flow. This type echo is mainly recorded from the continental slope off the Lofoten Islands.

Type IB

Type IB echo comprises a continuous, sharp bottom reflector and several continuous, sharp, subparallel subbottom reflectors on a slightly undulating topography (Fig. 6; profile I). Penetration of 3.5 kHz sound pulse in this type echo is relatively deep (up to 40 ms, ca. 30 m). The surface morphology is generally smooth with some local irregularities. Reflectors persist for tens of km draping irregular subsurface topography. Continuous and subparallel draping of subbottom reflectors on irregular subsurface topography are strongly indicative of vertical settling of sediments through water column. Damuth (1975) has reported that this type echo is returned from ~~the~~ most regions of the Brazil Basin which is dominantly filled with only homogeneous pelagic sediments. Chough et al. (1985b) interpreted the IB type echoes (type 'IB-2' and 'IB-4' in their classification) on the continental rise and large sedimentary drifts in the Labrador Sea as a result of hemipelagic settling and bottom current winnowing. This type echo is recorded from the northwestern part of the Voring Plateau.

Type ID

Type ID echo consists of a continuous, sharp bottom reflector with several indistinct, subparallel subbottom reflectors that are often discontinuous and semiprolonged (Figs. 3, 4 and 6; profiles B, C and K). These echoes generally drape parallel to subsurface topography, occasionally fill troughs, exhibiting relatively smooth morphology. Type ID echo is transitional between type IB and IIA of Damuth (1973, 1980). Damuth (1975, 1978) and Damuth and Hayes (1977) have correlated these two echoes with the relative abundance of coarse (mostly silt and sand), bedded sediment emplaced by

turbidity currents. In their correlation, echo type IB (sharp continuous bottom echo with numerous parallel subbottom reflectors) is related to regions containing little or no coarse sediment, while the regions of echo type IIA (semiprolonged echo with intermittent semiprolonged parallel subbottom reflectors) contain low to moderate amounts of bedded coarse sediment. Based on this correlation, type ID echo can be associated with distal environments of the gravity-controlled mass flow regime where sediments are supplied mainly by hemipelagic settling and infrequent turbidity currents. This echo type was observed on the mid and lower slope off the Barents Sea and on the northeastern slope of the Voring Plateau.

Type IIB

Type IIB echo includes very prolonged bottom reflectors without discrete subbottom reflectors (Fig. 3; profile A). Surface is generally flat to hummocky. Very prolonged echoes are commonly recorded from the proximal environments where relatively high-velocity currents (mainly turbidity currents) transport and deposit large amounts of bedded coarse sediments forming small-scale bedforms such as sole marks, erosional furrows, sediment waves and others (Damuth, 1975, 1978; Embley and Langseth, 1977). Although the origin of type IIB echo is uncertain, it is generally suggested that strong prolongation of the echo is caused by oblique returns of the acoustic signal from surface or near-surface roughness that is too small (generally less than 100 m in wavelength) to be resolved as discrete hyperbolae (Ewing et al., 1973). In part, such echo may be also due to interfering and backscattering returns from many thick, coarse-grained beds (Tucholke, 1980).

This type of echo occurs on the shelfbreak and upper slope off the Barents Sea.

Type IIIA

Type IIIA is denoted to large, irregular, overlapping hyperbolae with widely varying vertex elevations above seafloor. The relief of hyperbolae is generally between 15 and 50 m. This echo type is dominantly recorded from the rugged northeastern part of the Voring Plateau (Fig. 6; profile J). Sea-Beam bathymetric maps related to this echo type show a number of closely-spaced, isolated mounds with vaying relief. Thus, hyperbolic echoes with widely varying relief probably reflect such rugged bottom topography.

Type IIIC

Type IIIC echo is characterized by regular, overlapping hyperbolae with varying vertex elevations above seafloor. The relief of hyperbolae is generally less than 10 m. This type echo is dominantly recorded from the northeastern slope embayment off the Voring Plateau (Fig. 6; profiles J and K). The northeastern embayment off the Voring Plateau resulted from large-scale slope failure accompanied by slump/slide and debris flows (Bugge, 1983; Kenyon, 1987). The characteristic hyperbolae in this type echo may reflect the surface roughness of mass-flow deposits. Previous studies (Damuth, 1978; Embley, 1980; Damuth and Embley, 1981) have shown that relatively regular hyperbolic echoes are characteristic of slump and debris flow deposits.

Type IVB

Type IVB echoes are designated for combined echoes of continuous, sharp bottom echoes with subbottom transparent layers underlain by another type echo of either ID or IIB. This echo occurs as lens-shaped mass on a smooth or irregular subbottom, and commonly bounded upslope by steep scarps (Figs. 4 and 6; profiles C and K). The transparent mass usually increases downslope in thickness, ranging from less than 10 ms to 30 ms (approximately 7.5-23 m). The surface of this echo is generally hummocky or blocky and in some cases undulates following the subsurface topography. The transparent acoustic character and rough surface are generally accepted characteristics of debris flow deposits (Embley, 1976; Nardin et al., 1979; Chough et al., 1985a). These characteristics may also be due to local sediment failure such as rotational slide and slump without significant downslope transport (Piper et al., 1985). This echo dominantly occurs on the inner slope of the Voring Plateau and on the Barents Sea slope.

Sedimentary facies

Based on grain size analysis and detailed description of primary sedimentary structures on X-radiographs (Yoon, 1989), twelve sedimentary facies are classified (Fig. 7), whose major features are described below and summarized in table 3.

Facies 1: Thick-bedded Disorganized Mud

Description

This facies is composed of greenish gray to dark gray (5G2/1, 5G4/1 and N3) gravelly sandy mud and sandy mud. Individual facies unit is usually more than 1 m thick. Pebble- to very coarse sand-sized clasts of rock fragments and deformed mud-clasts are randomly dispersed in sandy mud matrix (Fig. 8A). Occasionally, swirling structures in fine matrix and intercalation of clast-depleted mud layers are observed. Bioturbation is mostly restricted to the upper part of the facies. This facies occurs on mid-slope off the Barents Sea (cores 140 and 141), on steep slope off the Lofoten Islands (cores 175 and 193) and on the inner slope of the Voring Plateau (cores 215, 218 and 219).

Interpretation

This facies is interpreted as a debris flow deposit based on poor sorting, outsized clasts and disorganized internal structure (Cook, 1979; Lewis et al., 1980; Visser, 1983; Piper et al., 1985). Clast-depleted mud layers and swirling of matrix are results of shear deformation of cohesive sediments during mass transport, and absence or top-restriction of bioturbation is suggestive of rapid deposition. Debris flow origin is also strongly indicated by acoustic characters including hummocky or blocky surface morphology and acoustically transparent subsurface (e.g., IA-1, IA-2 and IVB type echoes).

Facies 11: Thin-bedded Disorganized Mud-clast Mud

Description

This facies includes disorganized sandy mud with densely scattered mud-clasts and rock fragments (Fig. 88). Facies unit is widely variable in thickness ranging from a few centimetres to decimetres. Coarse clasts (up to 4.5 cm in diameter) are randomly dispersed in mud matrix occasionally with weak preferred orientation. Mud matrix is pervasively mottled due to disturbance by large and tiny burrows such as Planolites and Trichichnus. Thick units commonly exhibit internal gradation of sediment color from basal dark gray to upper olive gray without sharp boundary. The basal contact of each facies unit is either sharp or diffuse with irregularities; the upper contact is commonly disturbed by bioturbation. It occurs in several cores from the Barents Sea slope (cores 125, 131, 132 and 139) and the Voring Plateau slope (cores 199, 208, 212 and 218).

Interorelation

Common inclusion of mud-clasts, poor sorting and lack of internal structures induced by tractional phase are characteristic features both in ice-rafted deposits and in thin debris flow deposits (Stanley and Maldonado, 1981; Aksu, 1984; Aksu and Piper, 1987; Henrich et al., 1989). However, pervasive tiny burrows throughout the unit reflect more or less slow sedimentation rate; gradational change of sediment color within a facies implies slow and persistent emplacement during which sedimentation rate had a significant variation. This facies is well correlated between cores 208 and 212 on the southeastern Voring Plateau where very rugged topography impedes sediment transportation by bottom-hugging flow. Henrich et al. (1989) also correlated similar facies over the broad areas including the outer Voring Plateau slope and some rugged seamounts along the Jan Mayen Fracture Zone.

Such broad correlation of this facies is indicative of hemipelagic sedimentation with major release from iceberg drifting.

Facies III: Homogeneous Mud

Description

This facies consists dominantly of well-sorted, clay-size particles. Each facies unit is commonly less than 1 cm thick. Some units are disturbed by tiny burrows (1-3 mm in diameter) especially in the upper part. Facies boundaries are either sharp or gradational with rare small-scale irregularities. This facies is usually underlain by cross-laminated silt (facies XII), parallel-laminated silt (facies XI) and laminated mud (facies IV) (Fig. 8C). This facies dominantly occurs in cores 125, 131 and 132 that were recovered from the lower continental slope off the Barents Sea shelf.

Interpretation

This facies is interpreted as the end-product of a fine-grained turbidity current cloud in the waning stage. This is indicated by the common occurrence of a couplet with the laminated silt unit (facies XI). Sediment texture and occurrence are comparable to those of topmost division of fine-grained turbidite sequences suggested by Piper (1978; E_3 and E_2), Stow and Shanmugam (1980; T_5 and T_7), and Chough et al. (1984; E_3 and E_2). Although some units of this facies are disturbed by micro-burrows, they can be differentiated from the bioturbated mud of hemipelagic origin (facies IX) by better sorting and more distinct facies boundary.

Facies IV: Laminated Mud

Description

This facies ranges in thickness from a few mm to more than 1 cm. Lamination is recognized by alternation of thin (<1 mm) silt-rich mud laminae and clay-rich mud laminae which are generally horizontal and laterally persistent (Figs. 8C and 8D). Occasionally, this facies shows grading by upward decrease in silt content, forming a graded laminated unit. Thin units commonly form couplets with thin laminated silt units (facies XI). Facies boundaries are either sharp or gradational with some irregularities. It occurs in cores 125, 131, 132, 140, 145 and 174.

Interpretation

Thin, regular laminae, well-defined facies boundary, occurrence in couplet with the underlying laminated silt, and rare occurrence of ice-raised coarse debris are all suggestive of deposition from fine-grained turbidity currents (Piper, 1978; Chough et al., 1984; Hill, 1984). Thin, horizontal lamination is produced when settled fine sediments (mostly silt and clay) are sorted out due to fluctuation of bottom shear stress in viscous sublayer induced by periodic suppression of burst-and-sweep motions (Hesse and Chough, 1980).

Facies V: Indistinctly-laminated Mud

Description

This facies is composed of a few decimetre thick poorly-sorted dark

greenish gray (5GY4/1) sandy mud with varying amounts of coarse grains (mostly granules and coarse sand size) (Fig. 8E). Unit thickness is generally of the order of a few decimetres. Laminae are poorly defined and laterally discontinuous. Vertically, clarity and thickness of lamination vary without systematic manner. Coarse grains are either sparsely scattered or concentrated in small lenses and bioturbation is suppressed. Basal contact is either sharp or gradational. This facies dominantly occurs in core 140 on the mid slope off the Barents Sea shelf.

Interpretation

This facies is interpreted as a deposit of high-velocity bottom current (i.e. underflow) with high sediment concentration. The influence of more-or-less persistent bottom current is indicated by indistinct stratification without systematic vertical variation in texture and laminae thickness as well as poor sorting and sharp or gradational facies boundary (Chough et al., 1984; Stow and Holbrook, 1984). Closely-spaced thin (<1 mm) laminae, absence of bioturbation and darker sediment color are suggestive of rapid deposition from traction phase with high velocity, which is in contrast to slow deposition of deep-sea sluggish bottom currents (contour currents) which are commonly associated with low-concentration bottom nepheloid layers (Stow and Holbrook, 1984). Deep-sea bottom currents commonly form intensely bioturbated or crudely layered deposits (Chough et al., 1984; Chough and Hesse, 1985).

Facies VI: Layered Mud

Description

This facies is characterized by alternating thin (a few mm thick) layers of silt-rich mud and silt-depleted mud (Fig. 8F). Weak bioturbation is common, but primary structures are relatively well preserved. The basal contact is either sharp or gradational, whereas the upper boundary is poorly defined as a result of bioturbation. This facies occurs in the uppermost part of cores 125, 131 and 215 from the Barents Sea slope.

Interpretation

This facies probably results from bottom current-driven water masses heavily laden with fine suspended sediments. Relatively well preserved layers and sparse bioturbation suggest more rapid sedimentation than deep-sea drift contourites which are characterized by intensive bioturbation due to enhanced supply of oxygen for benthic organisms (Stow and Holbrook, 1984; Chough and Hesse, 1985). Rapid sedimentation from bottom current can be expected when bottom water masses are heavily laden with fine suspended sediments such as tails or detached clouds of high-density turbidity currents, or turbid plumes extended from the shelf regions (Alam, 1987).

Facies VII: Indistinctly-layered Mud

Description

This facies is variable in unit thickness from 2 to 30 cm and contains abundant coarse grains (presumably ice-rafted debris). Layering is formed by irregular alternation of indistinct silt rich layers with clay-rich layers, accentuated by discontinuous trains of horizontally-oriented coarse clasts or

lenses of coarse grain (Fig. 8G). Bioturbation is common (30-50% in degree of bioturbation). Facies boundaries are gradational. It frequently occurs in cores collected on the lower slope off the Barents Sea (cores 125, 131 and 132) and on the Voring Plateau (cores 208 and 212) and its northern outer slope (core 199).

Interpretation

Discontinuous and diffuse layers without systematic upward thickness variations are suggestive of deposition by bottom currents, similar to those described by Chough et al. (1984). Sediments are transported generally by low-concentration bottom nepheloid layers with variable thickness (Stow and Holbrook, 1984) in which sediments are supplied mainly by erosion, ice-rafting and hemipelagic settling (Chough and Hesse, 1985). Bottom current deposits are generally characterized by high degree of bioturbation, irregular variation of thickness, sharp or gradational unit boundary and poor sorting.

Facies VIII: Diffusely-banded Mud

Description

This facies is composed of commonly bioturbated mud with abundant sand- and granule-sized, coarse grains. It is characterized by intercalation of diffuse bands (generally >5 mm thick) which are recognized by subtle textural changes; their boundaries are poorly-defined and irregular (Fig. 8H). Each unit is variable in thickness, ranging from several millimetres to several decimetres. Facies boundaries are generally gradational and poorly defined.

This facies mainly occurs in cores 125, 131 and 132.



Interpretation

The diffusely-banded sandy mud is similar to the bioturbated sandy mud of hemipelagic origin; both are characterized by extensive bioturbation, abundant ice-rafted debris, very poorly-defined unit boundary, high content of biogenic materials and yellowish brown to olive gray in color. Irregular and indistinct banding is in contrast to relatively thin and sharp current-induced stratification. Banding is probably due to long-term (perennial) fluctuation in sediment supply.

Facies IX: Bioturbated Mud

Description

This facies comprises a mixture of terrigenous and biogenic components and commonly contains varying amounts of coarse ice-rafted debris. Sediments are thoroughly disturbed by intensive bio-activity; various bioturbational structures are identified including Planolites, Trichichnus, Zoophycos and Helminthopsis (Fig. 8I). Some tiny burrows are occasionally filled with pyritized filaments. Ice-rafted debris are scattered or concentrated in patches and occasionally show a weak subhorizontal preferred orientation. Each facies unit is a few millimetres to more than a metre thick. Each facies shows irregular and poorly-defined boundary.

Interpretation

Bioturbated deep-sea sediments with poorly-defined facies boundary are

generally interpreted as hemipelagic deposits (Stanley and Maldonado, 1981; Chough et al., 1984). The hemipelagic mud is low in sedimentation rate (<10 cm/1000 years; Stow, 1985), and thus easily disturbed by continuous activity of benthic organisms. Hemipelagic origin of this facies is supported by common inclusion of ice-rafted debris as well. High degree of bioturbation is also reported as one of characteristic features in recent deep-sea sediment drifts which are formed by weak and slow bottom (contour) currents combined with hemipelagic settling and ice-rafting (Stow, 1979; Chough and Hesse, 1985).

Facies X: Deformed Mud

Description

This facies is variable in grain size and unit thickness because deformation is overprinted in various sedimentary facies. Deformed structures are diverse depending on the degree of deformation: shear lineation, crenulated laminae, folds, wispy laminae, microfaults, discordant unit contacts and swirl structures (Fig. 8J). Deformed sediments are often divided into a few discrete masses (0.5-2 m in thickness) by intervening shear planes. The shear plane forms a thin homogenized zone which is completely disturbed and slightly angular to the bedding plane. The deformed sediments are mainly recognized from acoustically-transparent mass on the mid-to-lower slope off the Barents Sea (cores 139, 140 and 141).

Interpretation

A variety of sediment deformation features can be generated in

unconsolidated or semiconsolidated sediments by gravity-induced slumping and sliding in steep basin slopes (Cook, 1979; Hill, 1984; Hein, 1985; Pickering et al., 1986). The coherent structures such as crenulated laminations, folds, swirl structures and contorted clasts reflect extensive remolding by plastic shear deformation. The wispy laminations, microfaults, discordant unit contacts and lineations angular to primary lamination represent shear failure with little plastic remolding. Such elastic deformation often occurs in sediments bounded by shear zone which is thoroughly disturbed or homogenized due to intensive shearing.

Facies XI: Laminated Silt

Description

This facies mainly consists of fine to medium silt and minor amounts of fine to very fine sand and varies in thickness from a few mm to 2 cm. The laminae are composed of subtle textural changes of silt grains, accentuated by thin mud laminae (mostly <0.1 mm thick) (Figs. 8C, 8D and 8F). The laminae are laterally either continuous or discontinuous and rarely wavy or convoluted. The lower facies boundary is generally sharp and sometimes shows irregularity, whereas the upper boundary is either sharp or gradational. This facies is commonly overlain by laminated mud (facies IV), homogeneous mud (facies III) and bioturbated mud (facies IX), and occasionally overlies cross-laminated silt (facies XI). It occurs in cores 125, 131, 132, 139, 140, 145, 174 and 199.

Interpretation

Thin laminated silt units, intimately overlain by mud units, are generally interpreted as turbidites (Piper, 1978; Pickering, 1984; Lash, 1987); textural and structural characteristics and common upward transition into laminated mud are suggestive of D-division in silt-dominated turbidite sequence (Stow and Piper, 1984).

Facies XII: Cross-laminated silt

Description

This facies is composed of well-sorted sandy silt and silt units characterized by single and multiple sets of small ripple-induced cross-lamination (Fig. 8C). It occurs in thin units, less than 3 cm in thickness, forming couplets with homogeneous mud (facies III). Cross-laminations are mostly angular and partly convoluted. The angle of lee-side lamination is up to 40° . Topmost parts of some units are bioturbated. This facies occurs in cores 125 and 131 on the lower slope off the Barents Sea.

Interpretation

Predominant coupling with homogeneous mud, well sorting and sharp unit boundary indicate that it was emplaced by waning turbidity currents (Stow and Piper, 1984).

Regional sedimentation pattern

Barents Sea slope

The upper slope is incised by small-scale erosional gullies. On 3.5 kHz seismic profiles, it is characterized by prolonged bottom echoes without subbottom reflectors (type IIB). The type IIB echo, commonly recorded from bedded coarse sediments, suggests that the upper slope off the Barents Sea was formed by resedimentation of shelf sediments by channelized turbidity currents. Further downslope, erosional gullies merge into broader depositional channels which are underlain by sharp bottom echoes with many semiprolonged subparallel subbottom reflectors (type ID). In core 145 recovered from this region, thick (20-70 cm) turbidite layers alternate with intensively bioturbated hemipelagic mud (Fig. 9). Alternation of thick turbidite and hemipelagite probably resulted either from intermittent pause of turbidity current or from periodic abandonment of gullies or channels.

On the mid-to-lower slope, acoustically transparent sediment mass (approximately 20 m in thickness) of echo type IVB overlies detachment surface (Fig. 4). Its acoustic characters are identical to those of slump/slide and debris flow deposits described elsewhere (Embley, 1976; Nardin et al., 1979; Chough et al., 1985a; Piper et al., 1985). This is supported by sedimentary structures in cores 139, 140 and 141 which are dominated by mechanically deformed mud (facies X) and thick-bedded disorganized mud (facies I). In the lateral margins of transparent mass, the core 139 includes undeformed hemipelagic deposits (facies VIII and IX) in its lower part, often interbedded with thin-bedded turbidites (facies III, IV and XI), whereas in core 140, deformed sediment is underlain by thick deposits of bottom traction current.

Three cores (125, 131 and 132) were recovered from the lower slope which is gentle (about 0.5° in slope gradient) and smooth without gullies. These are

dominantly composed of hemipelagic sediments with abundant ice-rafted debris and frequently intercalated thin turbidites and contourites (Fig. 9A). Turbidites commonly occur in thin discrete silt-mud couplets of two types: (1) underlying parallel-laminated silt (facies XI) and overlying homogeneous mud (facies III), and (2) underlying cross-laminated silt (facies XII) and homogeneous mud (facies III). Layer-by-layer correlation in these cores over the broad area is suggestive of sheet-like dispersion of unchannelized turbidity currents (Fig. 9).

The uppermost part (few decimeters) of the Barents Sea slope cores is composed of yellowish brown carbonate-rich mud of hemipelagic origin. Widespread occurrence of hemipelagic sediment through the continental slope indicates that terrigenous sediment input from the shelf region has been substantially reduced during the Holocene. This can be explained by the absence of sea-ice cover and continental glacier as well as high sea level stand, which greatly reduced the quantity of terrigenous sediment reaching the continental slope region.

Lofoten Islands slope

The continental slope off the Lofoten Islands is relatively steep (about 2.7° in slope gradient) and monotonous. High-resolution profiles show hummocky or blocky topography with varying relief (type LA-3 echo). Cores 175 and 193 from this region are entirely composed of thick-bedded disorganized muds (facies I), which indicate deposition by large-scale debris flows (Fig. 9).

Core 174, located on the smooth base of slope, is characterized by

dominance of intensively bioturbated mud (facies IX) with some ice-rafted debris which is frequently intercalated with thin couplets of laminated silt (facies XI) and homogeneous and laminated mud (facies III and IV). The bottom echoes are slightly prolonged, accompanied by discontinuous and semiprolonged subbottom reflectors (anomalous type of IIB echo). This indicates that the base of slope off the Lofoten Islands was moulded by hemipelagic sedimentation and intermittent activity of fine-grained turbidity currents.

Voring Plateau slope

The inner slope of the Voring Plateau was dominantly moulded by debris flows and hemipelagic sedimentation. Three cores (215, 218 and 219) identically include debris flow deposits of thick-bedded disorganized mud (facies I) which are covered by intensively bioturbated hemipelagic sediment (facies IX). On high resolution seismic profiles, transparent debrite masses (echo type IVB) indicative of large-scale slope failure are embanked by an old blocky debrite mass of type IIIC echo downslope and are underlain upslope by type ID echo (i.e., sharp bottom echo with several discontinuous subbottom reflectors) (Fig. 6; profile K). The debrite mass of type IVB echo is deflected to the northeastern embayment, not extending to the plateau. The intermission period of debris flow is represented by type ID echo which reflects hemipelagic sedimentation and infrequent activity of turbidity current.

On the plateau, cores 208 and 212 indicate that this region has been dominated by hemipelagic sedimentation associated with active ice-rafting and

intermittent contour currents (Fig. 9). Dominance of hemipelagic settling is also indicated by type IB echo (i.e., sharp bottom echo with several continuous, parallel subbottom reflectors) which represents even and broad draping of sediment over the irregular subsurface topography.

On the outer mid-slope of the Voring Plateau, core 199 contains thick hemipelagic sediments often intercalated with mud-clast-dominant ice-rafted debris (facies II), whereas mass flow deposits are absent (Fig. 9). This observation is in contrast to the inner slope area where large-scale debris flow is a dominant slope-moulding process. But sediments on the outer slope were mostly transported by drifting icebergs from the shelf region and settled through water column in the absence of mass flow and bottom current activity.

Discussion and conclusions

The regional sedimentary facies and echo characters combined with airgun profiles and Sea-Beam data provide significant information with regard to regional sedimentary processes and paleoceanography during late Pleistocene time. On the Barents Sea slope, although a large-scale slope failure is identified, fine-grained turbidity current and bottom traction current as well as ice-rafting was major agents to introduce terrigenous sediments into the slope province (Fig. 10A). In contrast, the Lofoten Islands and Voring Plateau slopes are characterized by dominance of large- and small-scale slope failures such as debris flow and slump/slide (Fig. 10B). Such contrast appears to have resulted from the mode of sediment supply to the slope province during glacial stage.

On the bulged southern Barents Sea slope, the Bear Island Trough, a broad transverse depression on the southwestern Barents shelf, played an important role for supply of terrigenous sediments from the grounded glaciers. During the glacial period, southwestern Barents shelf was not covered by both the Barents and the Scandinavian Ice Sheets (Kvasov, 1978). Cold and saline water resulted from sea-ice formation and glacier development on the Barents shelf and northern Norway. This dense water with lower temperature and higher salinity accumulated in the Bear Island Trough and was funnelled to the southern Barents Sea slope (Sarynina, 1972), forming underflow within this trough. Under this condition, dominant seaward sediment flux through the Bear Island Trough was probably due to near-bottom plume driven by underflow (bottom current) as well as debris released from drifting icebergs. The underflow continued its way over the shelfbreak and introduced fine-grained sediments which were supplied from the glacial margin or reworked from the shelf. At the shelfbreak, it is possible that pulsation and turbulent mixing of the underflow due to hydraulic jump erode previously-deposited sediment and cause sediments to become unstable. As a result, turbidity current or bottom traction current with high sediment concentration can be actively generated on the upper slope (Mackiewicz et al., 1984; Powell, 1984). On the Barents Sea slope, sediment downslope transport by turbidity or bottom traction currents dominantly occurred within small-scale channel systems without formation of prominent canyon-fan systems, probably due to broad influx from full width of broad trough mouth.

On the Lofoten Islands slope and Voring Plateau inner slope, dumping of unsorted glacial debris from the ice margin and the ice-raftering might have acted as the principal sediment source for the slope. Distribution of the

outer submarine moraines on the Norwegian shelf indicates that the glacial margin during the glacial stages ran along the edge of the shelf at depths of 450 to 500 m (Kvasov, 1978; Grosswald, 1980; King et al., 1987). In this situation, large amounts of inner shelf sediments were incorporated into the basal parts of the grounded glaciers and released directly or via drifting icebergs onto the steep upper slope region. Rapid accumulation of glacial sediments and steep slope gradient may have frequently triggered downslope mass failure such as slump/slide and debris flow. The sediment supply from the grounded glacier occurred along the entire length of the shelf edge.

The deposits of contour currents mainly on the base of slope seem to have been emplaced during the interglacial periods, which were characterized by active exchange of water masses between the Norwegian-Greenland Sea and the North Atlantic Ocean (Jansen and Björklund, 1984). Compensating for inflow of the warm North Atlantic Surface Water, cold and dense Norwegian Sea Overflow Water flushed across the Iceland-Faeroe Ridge and Denmark Strait and sank down along the southern flanks of those ridges into the Atlantic Basin to form the North Atlantic Deep Water (Worthington, 1970; Meincke, 1983). Deep contour current in the Lofoten Basin probably resulted from such exchange of water mass. On the interglacial Norwegian slope, active deposition from the contour current (i.e. facies VII) might have related to the retreating phase of glacial regime. During the glacial retreat, it is expected that glacial melting has produced turbid plumes (mainly inter- or over-flows) as a result of discharge of sediment-laden water from subglacial meltwater streams (Pfirman and Solheim, 1989). In addition, storms and waves might have caused resuspension of fine-grained sediments from the inundated shelf regions and effectively induced turbid plumes. Turbid plumes from the

melting glacier and deglaciated shelf region have probably caused high influx of fine suspended sediments into the realm of deep contour currents forming fine-grained deposits on the base of slope and rise.

Acknowledgements

This study was supported through grants to S.K. Chough by the Korea Science and Engineering Foundation.

References

- Aksu, A.E., 1984. Subaqueous debris flow deposits in Baffin Bay. *Geo-Mar. Let.*, 4: 83-90.
- Aksu, A.E. and Piper, D.J.W., 1987. Late Quaternary sedimentation in Baffin Bay. *Can. J. Earth Sci.*, 24: 1833-1846.
- Alam, M., 1987. Late Quaternary plume, nepheloid and turbidite sedimentation and effect of the Gulf Stream near the tail of the Grand Banks, Newfoundland. *Mar. Geol.*, 74: 277-290.
- Augstein, E., Hempel, G. and Thiede, J., 1984. *Fahrtbericht (cruise report) der "Polarstern"-Reise "Arktis I", 1983. Berichte zur Polarforschung (Reports on polar research), Vol. 17, Alfred Wegener Inst., Polarforsch., Bremerhaven, 77 pp.*
- Bouma, A.H., 1969. *Methods for the Study of Sedimentary Structures*. John Wiley and Sons, Inc., New York, 458 pp.
- Bugge, T., 1983. Submarine slides on the Norwegian continental margin, with special emphasis on the Storegga area. *Continental Shelf Inst. Publ.*, Vol.

- 110, 152 pp.
- Chough, S.K. and Hesse, R., 1985. Contourites from Eirik Ridge, south of Greenland. In: R. Hesse (Editor), *Sedimentology of Siltstone and Mudstone*. *Sediment. Geol.*, 41: 185-199.
- Chough, S.K., Lee, G.H., Park, B.K. and Kim, S.W., 1984. Fine structures of turbidite and associated muds in the Ulleung (Tsushima) Basin, East Sea (Sea of Japan). *J. Sediment. Petrol.*, 54(4): 1212-1220.
- Chough, S.K., Jeong, K.S. and Honza, E., 1985a. Zoned facies of mass-flow deposits in the Ulleung (Tsushima) Basin, East Sea (Sea of Japan). *Mar. Geol.*, 65: 113-135.
- Chough, S.K., Mosher, D.C. and Srivastava, S.P., 1985b. Ocean Drilling Program (ODP) site survey (Hudson 84-030) in the Labrador Sea: 3.5 kHz profiles. In: *Current Research, Part B. Geologic Survey of Canada, Paper 85-1B*, pp.33-41.
- Cook, H.E., 1979. Ancient continental slope sequences and their value in understanding modern slope development. In: L.J. Doyle and O.H. Pilkey (Editors), *Geology of Continental Slopes*. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Spec. Publ. No. 27*, pp.287-305.
- Damuth, J.E., 1975. Echo character of the western equatorial Atlantic floor and its relationship to the dispersal and distribution of terrigenous sediments. *Mar. Geol.*, 18: 17-45.
- Damuth, J.E., 1978. Echo character of the Norwegian-Greenland Sea: relationship to Quaternary sedimentation. *Mar. Geol.*, 29: 1-36.
- Damuth, J.E., 1980. Use of high-frequency (3.5-12 kHz) echograms in the study of near-bottom sedimentation processes in the deep-sea: a review. *Mar. Geol.*, 38: 51-75.

- Damuth, J.E. and Embley, R.W., 1981. Mass-transport processes on Amazon Cone: Western equatorial Atlantic. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.*, 65: 629-643.
- Damuth, J.E. and Hayes, D.E., 1977. Echo character of the East Brazilian continental margin and its relationship to sedimentary processes. *Mar. Geol.*, 24: 73-95.
- Embley, R.W., 1976. New evidence for occurrence of debris flow deposits in the deep sea. *Geology*, 4: 371-374.
- Embley, R.W., 1980. The role of mass transport in the distribution and character of deep-ocean sediments with special reference to the North Atlantic. *Mar. Geol.*, 38: 23-50.
- Embley, R.W. and Langseth, M.G., 1977. Sedimentation processes on the continental rise of northeastern South America. *Mar. Geol.*, 25: 279-297.
- Ewing, M., Embley, R.W. and Shipley, Th.H., 1973. Observations of shallow layering utilizing the Pingerprobe echo-sounding system. *Mar. Geol.*, 14: M55-M63.
- Grosswald, M.G., 1980: Late Weichselian ice sheet of Northern Eurasia. *Quat. Res.*, 13: 1-32.
- Hein, F.J., 1985. Fine-grained slope and basin deposits, California continental borderland: Facies, depositional mechanisms and geotechnical properties. *Mar. Geol.*, 67: 237-262.
- Henrich, R., Kassens, H., Vogelsang, E. and Thiede, J., 1989. Sedimentary facies of glacial-interglacial cycles in the Norwegian Sea during the last 350 ka. *Mar. Geol.*, 86: 283-319.
- Hess, R. and Chough, S.K., 1980. The Northwest Atlantic Mid-Ocean Channel of the Labrador Sea: II. Deposition of parallel laminated levee-muds from the viscous sublayer of low density turbidity currents. *Sedimentology*, 27:

697-711.

- Hill, P.R., 1984. Sedimentary facies of the Nova Scotian upper and middle continental slope, offshore eastern Canada. *Sedimentology*, 31: 293-309.
- Holtedahl, H. and Bjerkli, K., 1975. Pleistocene and recent sediments of the Norwegian continental shelf (62°N-71°N) and the Norwegian Channel area. *Norges Geol. Unders.*, 316: 241-252.
- Holtedahl, H. and Bjerkli, K., 1982. Late Quaternary sediments and stratigraphy on the continental shelf off More-Trondelag, W. Norway. *Mar. Geol.*, 45: 179-226.
- Hughes, T., Denton, G.D. and Grosswald, M.G., 1977. Was there a late Wurm Arctic ice sheet? *Nature*, 266: 596-602.
- Jacobi, R.D., 1976. Sediment slide on the northwest continental margin of Africa. *Mar. Geol.*, 22: 157-173.
- Jansen, E. and Bjorklund, K.R., 1984. Surface ocean circulation in the Norwegian Sea 15,000 BP to present: A multiparameter study. In: E. Jansen (Editor), *Late Quaternary Paleoceanography of the Norwegian Sea*. Dr. Scient. Thesis, Univ. of Bergen, Bergen, Norway.
- Kenyon, N.H., 1987. Mass-wasting features on the continental slope of North-west Europe. *Mar. Geol.*, 74: 57-77.
- King, L.H., Rokoengen, K. and Gunsleiksrud, T., 1987. Quaternary seismostratigraphy of the Mid Norwegian Shelf, 65°-67°30'N - a till tongue stratigraphy. *Inst. Kontinentasokkelunders. Publ. No. 114*, 58pp.
- Knebel, H.J. and Carlson, B., 1979. Small-scale slump deposits, Middle Atlantic Continental Slope, off eastern United States. *Mar. Geol.*, 29: 221-236.
- Kvasov, D.D., 1978. The Barents Ice Sheet as a relay regulator of glacial-

- interglacial alternation. *Quat. Res.*, 9: 288-299.
- Lash, G.G., 1987. Sedimentology and possible paleoceanographic significance of mudstone turbidites and associated deposits of the Pen Argyl Member, Martinsburg Formation (Upper Ordovician), eastern Pennsylvania. *Sediment. Geol.*, 54: 113-135.
- Lewis, D.W., Laird, M.G. and Powell, R.D., 1980. Debris flow deposits of Early Miocene age, Deadman Stream, Marlborough, New Zealand. *Sediment. Geol.*, 27: 83-118.
- Mackiewicz, N.E., Powell, R.D., Carlson, P.R. and Molnia, B.F., 1984. Interlaminated ice-proximal glaciomarine sediments in Muir Inlet, Alaska. *Mar. Geol.*, 57: 113-147.
- Meincke, J., 1983. The modern current regime across the Greenland-Scotland Ridge. In: H.P. Bott, S. Saxov, M. Talwani and J. Thiede (Editors), *Structure and Development of the Greenland-Scotland Ridge*. (NATO Conferences Series) Plenum, New York, pp.637-650.
- Nardin, T.D., Hein, F.J., Gorsline, D.S. and Edwards, B.D., 1979. A review of mass movement processes, sediment and acoustic characteristics, and contrasts in slope and base-of-slope systems versus canyon-fan-basin floor systems. In: L.J. Doyle and O.H. Pilkey (Editors), *Geology of Continental Slopes*. Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Spec. Publ. No. 27, pp.61-73.
- Pfirman, S.L. and Solheim, A., 1989. Subglacial meltwater discharge in the open-marine tidewater glacier environment: Observations from Nordaustlandet, Svalbard Archipelago. *Mar. Geol.*, 86: 265-291.
- Pickering, K.T., 1984. Facies, facies-associations and sediment transport/deposition processes in a late Precambrian upper basin-slope/pro-delta, Finnmark, N. Norway. In: D.A.V. Stow and D.J.W.

- Piper (Editors), *Fine-Grained Sediments: Deep-Water Processes and Products*. Geol. Soc. London Spec. Publ. No.15, pp.343-362.
- Pickering, K.T., Stow, D.A.V., Watson, M.P. and Hiscott, R.N., 1986. Deep-water facies, processes and models: a review and classification scheme for modern and ancient sediments. *Earth-Sci. Rev.*, 23: 75-174.
- Piper, D.J.W., 1978. Turbidite muds and silts in deep-sea fans and abyssal plains. In: D.J. Stanley and G. Kelling (Editors), *Sedimentation in Submarine Fans, Canyons, and Trenches*. Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn., pp.163-176.
- Piper, D.J.W., Farre, J.A. and Shor, A., 1985. Late Quaternary slumps and debris flows on the Scotian Slope. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 96: 1508-1517.
- Powell, R.D., 1984. Glacimarine processes and inductive lithofacies modeling of the shelf and tidewater glacier sediments based on Quaternary examples. *Mar. Geol.*, 57: 1-52.
- Qvale, G., 1986. Distribution of benthic foraminifers in surface sediments along the Norwegian continental shelf between 62° and 72° N. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 66: 209-221.
- Rasmussen, A., 1984. Late Weichselian moraine chronology of the Vesteralen islands, North Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 64: 193-219.
- Rokoengen, K., Bugge, T. and Lofaldli, M., 1979. Quaternary geology and deglaciation of the shelf off Troms, north Norway. *Boreas*, 8: 217-227.
- Sarynina, R.N., 1972. Conditions of origin of cold deep-sea waters in the Bear Islands channel. In: A.J. Lee and H. Charnock (Editors), *Proc. Symp. (Dublin, 25-27 September, 1969)*. Int. Counc. Explor. Sea, Copenhagen.
- Stanley, D.J. and Maldonado, A., 1981. Depositional models for fine-grained sediment in the western Hellenic Trench, Eastern Mediterranean.

- Sedimentology, 28: 273-290.
- Stow, D.A.V., 1979. Distinguishing between fine-grained turbidites and contourites on the Nova Scotian deep water margin. *Sedimentology*, 26: 371-387.
- Stow, D.A.V. and Holbrook, J.A., 1984. North Atlantic contourites: an overview. In: D.A.V. Stow and D.J.W. Piper (Editors), *Fine-Grained Sediments: Deep-Water Processes and Products*. Geol. Soc. London Spec. Publ. No. 15, pp.245-256.
- Stow, D.A.V. and Piper, D.J.W., 1984. Deep-water fine-grained sediments: facies models. In: D.A.V. Stow and D.J.W. Piper (Editors), *Fine-Grained Sediments: Deep-Water Processes and Products*. Geol. Soc. London Spec. Publ. No. 15, pp.611-646.
- Stow, D.A.V. and Shanmugam, G., 1980. Sequence of structures in fine-grained turbidites: Comparison of recent deep-sea and ancient flysch sediments. *Sediment. Geol.*, 25: 23-42.
- Thiede, J., Diesen, G.W., Knudsen, B.-E. and Snare, T., 1986. Patterns of Cenozoic sedimentation in the Norwegian-Greenland Sea. *Mar. Geol.*, 69: 323-352.
- Tucholke, B.E., 1980. Acoustic environment of the Hatteras and Nares Abyssal Plains, western Atlantic Ocean, determined from velocities and physical properties of sediment cores. *Acoustic Society of America Journal*, 68: 1376-1390.
- Visser, J.N.J., 1983. Submarine debris flow deposits from the Upper Carboniferous Dwyka Tillite Formation in the Kalahari Basin, South Africa. *Sedimentology*, 30: 511-523.
- Vorren, T.O., Strass, I.F. and Lind-Hansen, O.-W., 1978. Late Quaternary

- sediments and stratigraphy on the continental shelf off Troms and West Finnmark, Northern Norway. *Quat. Res.*, 10: 340-365.
- Vorren, T.O., Hald, M. and Thomsen, E., 1984. Quaternary sediments and environments on the continental shelf off northern Norway. *Mar. Geol.*, 57: 229-257.
- Worthington, L.V., 1970. The Norwegian Sea as a Mediterranean basin. *Deep-Sea Res.*, 12: 667-676.
- Yoon, S.H., 1989. Sedimentary Facies and Depositional Processes of the Norwegian Continental Slope. M.S. Thesis, Seoul National Univ., Seoul, Korea, 247 pp. (unpublished).

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Bathymetric map of the study area. Details of survey tracklines and core locations (dots) are shown in Fig. 2. Contours are in fathoms (1 fathom = 1.83 m).

Fig. 2. Tracklines for 3.5 kHz seismic profiling on Barents Sea slope (block I), Lofoten Islands slope (block II), and Voring Plateau slope (blocks III and IV). For location of each block see Fig. 1. Thick lines and letters represent locations of profiles shown in Figs. 3, 4, 5 and 6. Numbered dots represent core stations.

Fig. 3. Slope-parallel high-resolution (3.5 kHz) seismic profiles on the upper slope (profile A) and the mid slopes (profile B) off the Barents Sea. Profile locations are shown in Fig. 2. Profile A shows irregular topography incised by numerous U-shaped, shallow channels and V-shaped deep channels. Very prolonged echoes without discrete subbottom reflectors (type IIB echo) are dominant in central topographically-high region, whereas type ID echo (sharp echoes with discontinuous and semiprolonged subbottom reflectors) is restricted. In profile B, acoustically transparent mass (type IVB echo) of debris flow origin is abruptly bounded by type ID echo which drapes irregular subsurface topography.

Fig. 4. High-resolution (3.5 kHz) seismic profile and line drawing which cross obliquely a large-scale slope failure on the mid-to-lower slope off the Barents Sea. For location, see Fig. 2. Transparent debris flow deposit (type IVB echo) overlies sequence of ID echo with jagged surface and thickens downslope. Upslope is bounded by steep

escarpment (arrow E).

Fig. 5. Slope-parallel high-resolution (3.5 kHz) seismic profiles on the Lofoten Island slope. For locations see Fig. 2. Sharp hummocky bottom echoes without subbottom reflectors (type IA-3) upslope covered by profiles D, E and F transform downslope to smooth, semiprolonged echoes with a semiprolonged subbottom reflector (gradational type of ID and IIB) in profiles G and H.

Fig. 6. High-resolution (3.5 kHz) seismic profiles on the Voring Plateau and its slope region. For location see Fig. 2. Profile I across the northwestern Voring Plateau shows sharp echo with several continuous, parallel subbottom reflectors (type IB echo) which drapes rolling subsurface reliefs. In profile J, Voring Plateau reflects very closely-spaced hyperbolae with varying vertex elevations (type IIIA echo) indicating very rugged bottom topography, whereas its smooth slope is characterized by closely-spaced, tiny hyperbolae (type IIIC echo). Profile K from the inner slope of the Voring Plateau shows acoustically transparent masses (type IVB echo) which obliquely extend from the profile, embanked by downslope slump block of type IIIC echo. Upslope region records type ID echo with parallel subbottom reflectors.

Fig. 7. Facies classification scheme based on sedimentary structure and grain size.

Fig. 8. X-radiographs of individual sedimentary facies. (A) Thick-bedded disorganized mud (facies I) in core 175, 115-132 cm; coarse grains are randomly dispersed in fine mud matrix. (B) Thin-bedded disorganized mud-clast mud (facies II) in core 199, 461-478 cm;

mud-clasts (arrows) show indistinct and irregular boundary; bioturbation is pervasive; bottommost 2 cm is bioturbated mud (facies IX). (C) Couplets consisting of homogeneous mud (facies III), laminated mud (facies IV), laminated silt (facies XI; dark layers) and cross-laminated silt (facies XII; arrow) in core 131, 279-296 cm; some couplets are slightly disturbed by bioturbation. (D) Repeating couplets of thin laminated silt (facies XI; dark thin layers) and thicker laminated mud (facies IV) in core 145, 255-272 cm; occasional coarse grain-concentration horizons and abrupt end of thin vertical burrows (upper third) indicate intermittent pause of deposition; faults in upper part of photo are artificial. (E) Indistinctly-laminated mud (facies V) in core 140, 438-455; laminae are diffuse and laterally discontinuous. (F) Layered mud (facies VI) in core 215, 12-29 cm; individual layers are laterally persistent but upward thickness variation is not systematic; bioturbation is pervasive. (G) Indistinctly-layered mud (facies VII) in lower half of photo and laminated silt (facies XI; dark layers) interbedded with poorly-sorted bioturbated mud (facies IX) in the upper half (core 125, 145-162 cm); indistinctly-layered mud exhibits horizontally-oriented coarse grain trains and crude mud layers. (H) Diffusely-banded mud (facies VIII) in core 132, 182-199 cm; note irregular and diffuse banding by textural change and coarse grain (mainly ice-rafted debris) concentrations; bioturbation is intense. (I) Bioturbated mud (facies IX) in core 208, 134-151 cm; sediments are thoroughly disturbed; ice-rafted debris are common; note two Zoophycos burrows (arrows) crossing the

column. (J) Deformed mud (facies X) in core 141, 261-278 cm; primary sedimentary structures are torn (bottommost 2 cm) or thoroughly deformed showing swirling structure in most part of the photograph.

Fig. 9. Sediment types and layer-by-layer correlation of cores. Core locations are shown in Figs. 1 and 2. Core lengths are in metres.

Fig. 10. Schematic diagrams of sedimentation pattern in the Barents Sea slope (A) and the Lofoten Islands and Voring Plateau slope (B). D, slope failures accompanied by slump/slide and debris flow; T, Turbidity current and bottom traction current; C, contour current.

Table 1. Location, water depth and length of cores

Core Number	Latitude	Longitude	Water Depth (m)	Core length (cm)	Provinces
125	70°46.0'N	13°48.5'E	2388	530	Base of slope off Barents Sea
131	70°54.2'N	13°58.3'E	2271	631	"
132	70°59.9'N	14°33.0'E	2108	616	"
139	71°06.6'N	15°14.3'E	1910	550	Mid- to lower-slope off Barents Sea
140	71°06.3'N	15°23.6'E	1920	539	"
141	70°56.7'N	15°27.9'E	2056	548	"
145	71°00.2'N	16°25.1'E	1386	494	"
174	68°58.5'N	11°08.7'E	2979	114	Base of slope off Lofoten Islands
175	68°42.6'N	11°32.4'E	1988	148	Slope off Lofoten Islands
193	68°21.5'N	08°47.1'E	2729	277	Base of slope off Lofoten Islands
199	68°22.7'N	05°13.1'E	2007	636	Outer slope of Voring Plateau
208	67°28.7'N	06°11.2'E	1484	649	Voring Plateau
212	67°13.4'N	06°57.8'E	1451	573	"
215	67°08.3'N	07°17.8'E	1366	409	Inner slope of Voring Plateau
218	67°04.3'N	07°30.3'E	1230	502	"
219	66°59.9'N	07°43.3'E	1006	505	"

Table 2. Echo types on the northern Norwegian continental slope

Echo Type	Characteristics	Occurrence	Related sedimentary deposits
IA-3	Sharp bottom echo without subbottom reflectors; hummocky or blocky topography with varying relief	Continental slope off Lofoten Islands	Slump; debrite
IB	Continuous, sharp bottom echo with several continuous, parallel subbottom reflectors on a rolling topography	Voring Plateau	Hemipelagite; contourite (Damuth, 1975; Chough et al., 1985b)
ID	Continuous, sharp bottom echo with several discontinuous, often semiprolonged, subbottom reflectors	Lower and mid slopes off Barents Sea and inner slope of Voring Plateau	Alternating deposit of hemipelagite and thin turbidite (Damuth, 1975, 1978)
IIB	Very prolonged bottom echo without discrete subbottom reflectors; flat to hummocky topography	Shelfbreak and upper slope off Barents Sea	Turbidite (Embley & Langseth, 1977; Damuth, 1975, 1978)
IIIA	Large, irregular, overlapping hyperbolae with widely varying vertex elevations above seafloor	Voring Plateau	Hemipelagite; contourite
IIIC	Regular, overlapping hyperbolae with varying vertex elevations above seafloor (less than 10 m)	Outer slope of Voring Plateau	Slump/slide; debrite (Damuth, 1978; Embley, 1982)
IVB	Transparent layer covered by distinct echoes (type IA-3 and IIIC) and underlain by indistinct subbottom reflectors (types ID and IIB); hummocky or blocky topography	Mid slope off Barents Sea and inner slope of Voring Plateau	Slump/slide; debrite (Embley, 1976; Nardin et al., 1979; Chough et al., 1985b)

Table 3. Summary of sedimentary facies in sediment cores from the northern Norwegian slope

Facies	Characteristics	Interpretation
I: Thick-bedded disorganized mud	Coarse-grained clasts dispersed in fine matrix without internal organization; more than 1 m thick; bioturbation suppressed	Debris flow (Lewis et al., 1980; Visser, 1983; Piper et al., 1985)
II: Thin-bedded, disorganized mud-clast mud	Abundant mud-clast randomly scattered in mud matrix; bioturbation slight to common; variable thickness (cm to 10 cm order)	Vertical settling of ice-rafted debris (Henrich et al., 1989)
III: Homogeneous mud	Well-sorted clay with well-defined facies boundary; less than 1 cm thick; boundary dominantly well defined	Fine-grained turbidity current (Piper, 1978; Stow & Shanmugam, 1980; Chough et al., 1984)
IV: Laminated mud	Laminae recognized by alternation of thin, horizontal silt-rich mud and clay-rich mud; boundary well defined; a few mm to a few cm thick	Fine-grained turbidity current (Piper, 1978; Chough et al., 1984; Hill, 1984)
V: Indistinctly-laminated mud	Poorly-sorted mud showing irregular and discontinuous laminae a few decimetres thick; bioturbation suppressed	Bottom current with high sediment fallout rate
VI: Layered mud	Irregular alternation of thin (a few mm thick) silt-rich and silt-depleted mud layers; bioturbation slight to common	Deep-sea contour current heavily laden with fine suspended sediment
VII: Indistinctly-layered mud	Poorly-sorted mud exhibiting indistinct and discontinuous layering and discontinuous trains of horizontally oriented coarse grains; thickness variable; bioturbation common; boundary sharp or gradational	Deep-sea contour current (Chough et al., 1984; Stow & Holbrook, 1984; Chough & Hesse, 1985)

Table 3. (continued)

Facies	Characteristics	Interpretation
VIII: Diffusely-banded mud	Poorly-sorted mud with diffuse bands (>5 mm thick) by subtle textural changes; bioturbation common to intense; thickness variable (mm to 10 cm order); boundary poorly defined and irregular	Hemipelagic sedimentation
IX: Bioturbated mud	Poorly-sorted mud intensely disturbed by bioturbation; thickness variable; boundary poorly-defined and irregular	Hemipelagic sedimentation; contour current (Stanley & Maldonado, 1981; Chough & Hesse, 1985)
X: Deformed mud	Mechanically deformed mud showing shear lineation, crenulated laminae, wispy laminae, microfault and swirl structure	Slump/slide (Cook, 1979; Hill, 1984; Hein, 1985)
XI: Laminated silt	Well-sorted silt characterized by thin lamination; a few mm to 2 cm thick; boundary well defined	Fine-grained turbidity current (Piper, 1978; Stow & Piper, 1984)
XII: Cross-laminated silt	Well-sorted silt exhibiting single and multiple sets of ripple-induced cross-lamination; less than 3 cm thick; boundary sharp	Fine-grained turbidity current (Stow & Piper, 1984)

Fig. 1

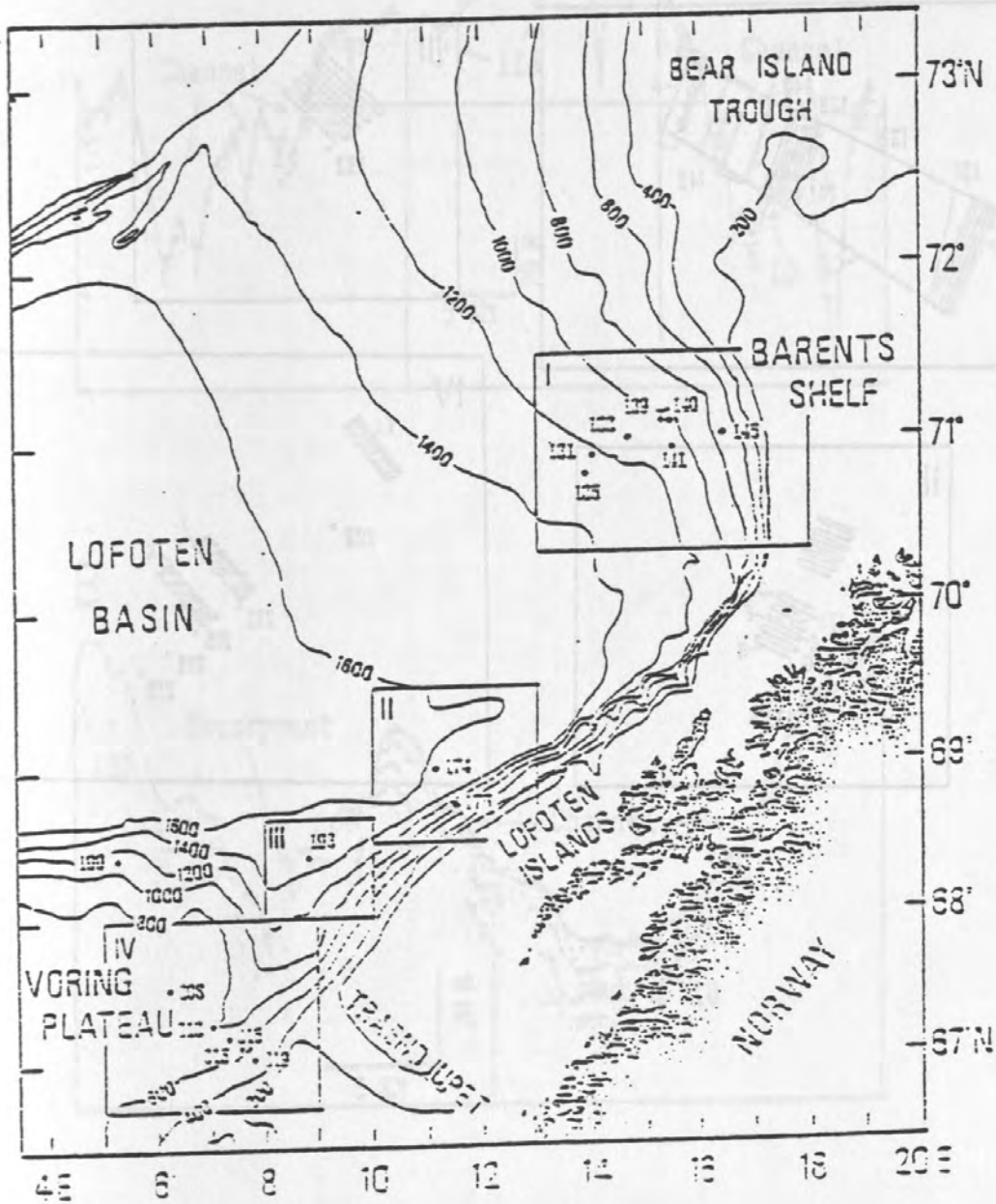


Fig. 2

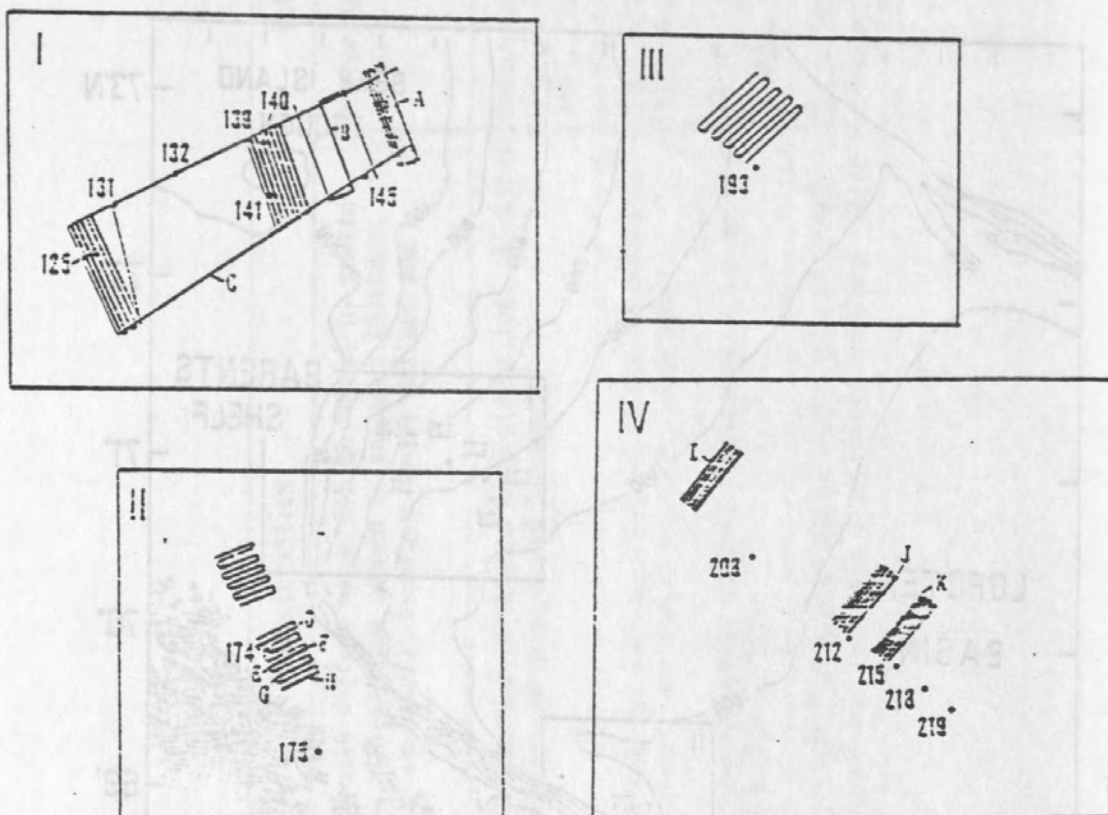


Fig. 3

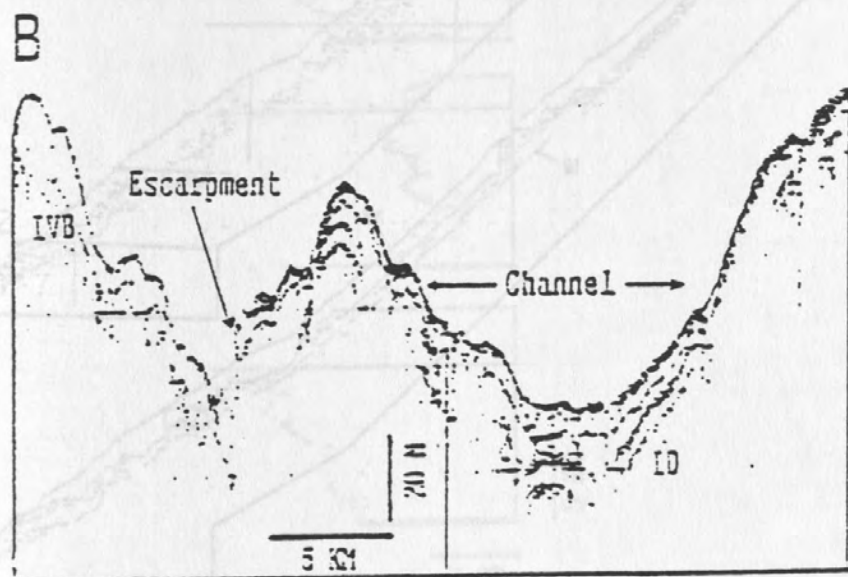
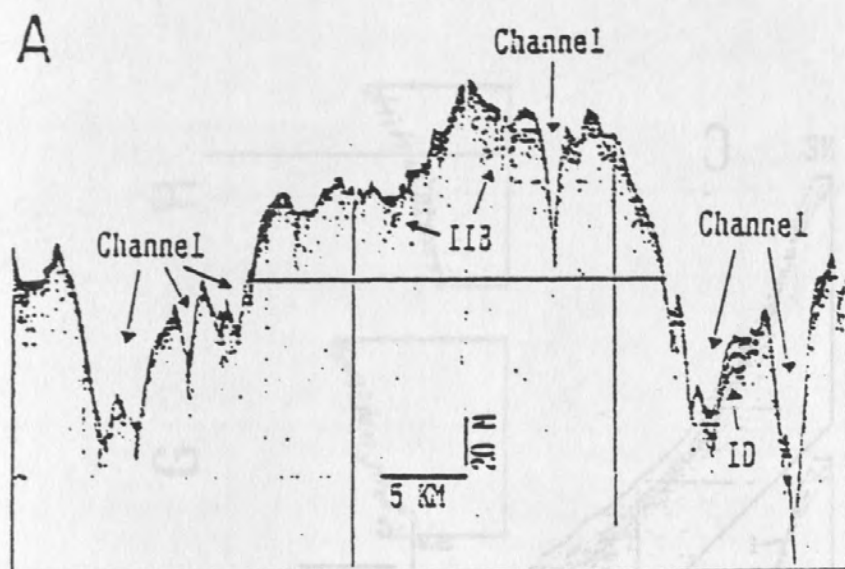


Fig. 4

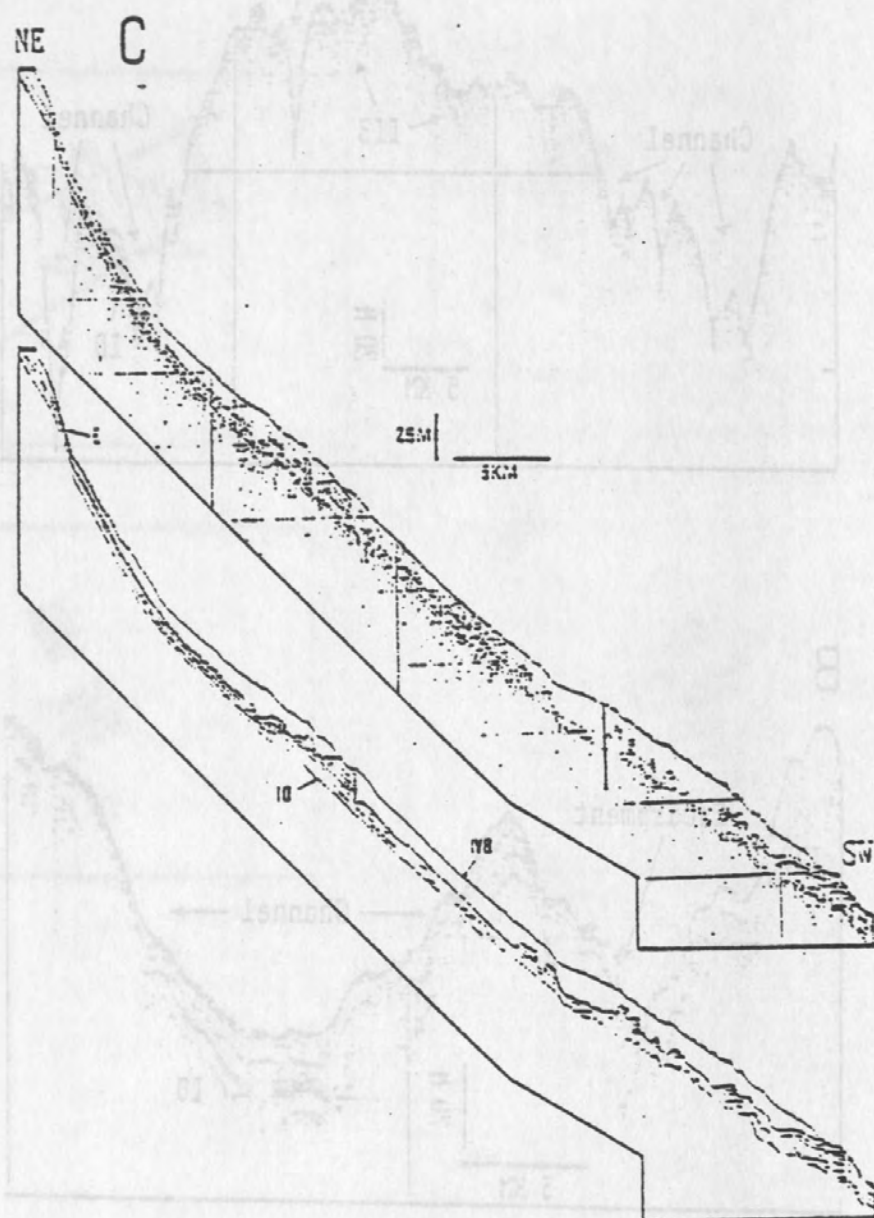


Fig. 5

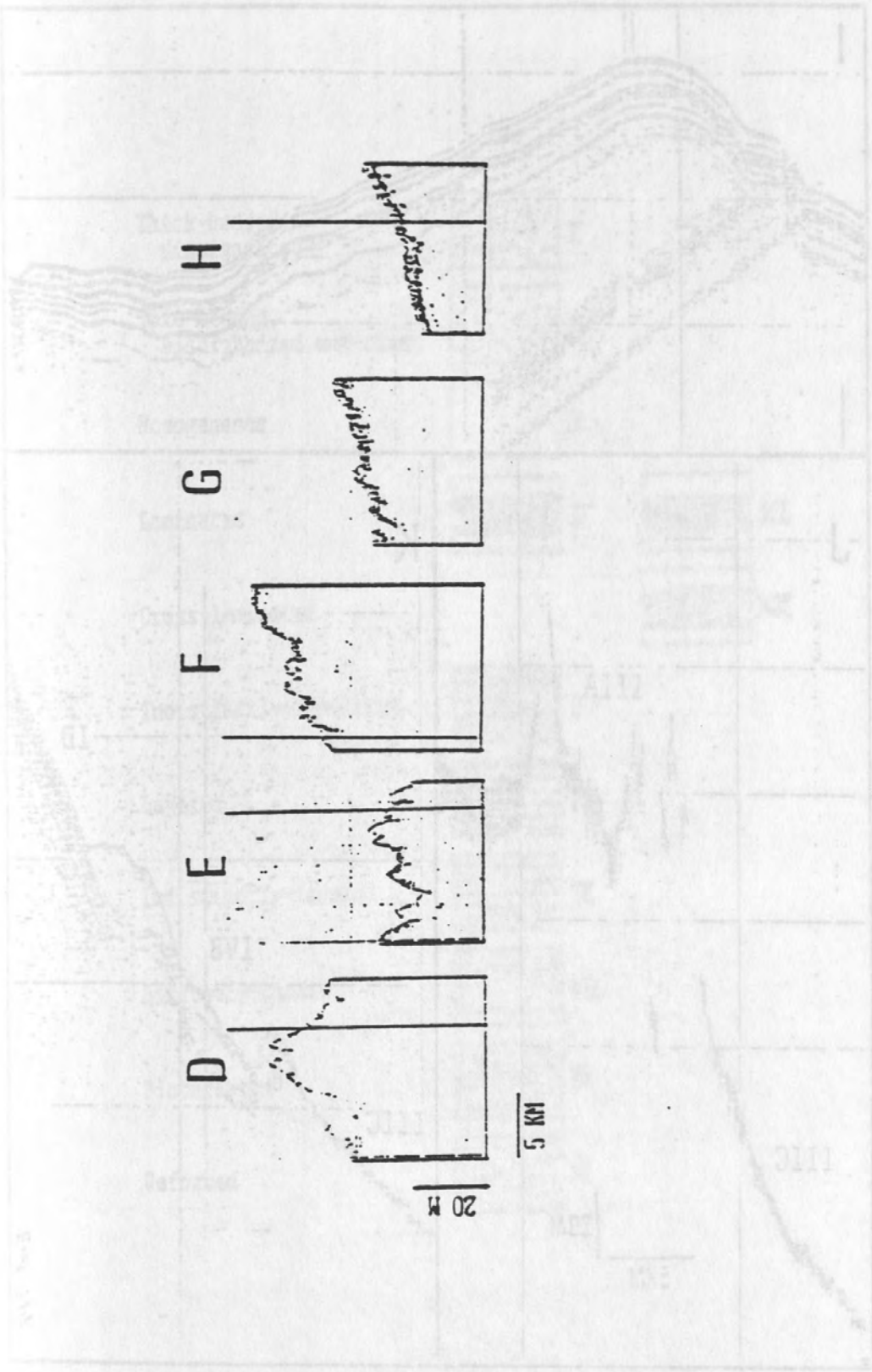


Fig. 6

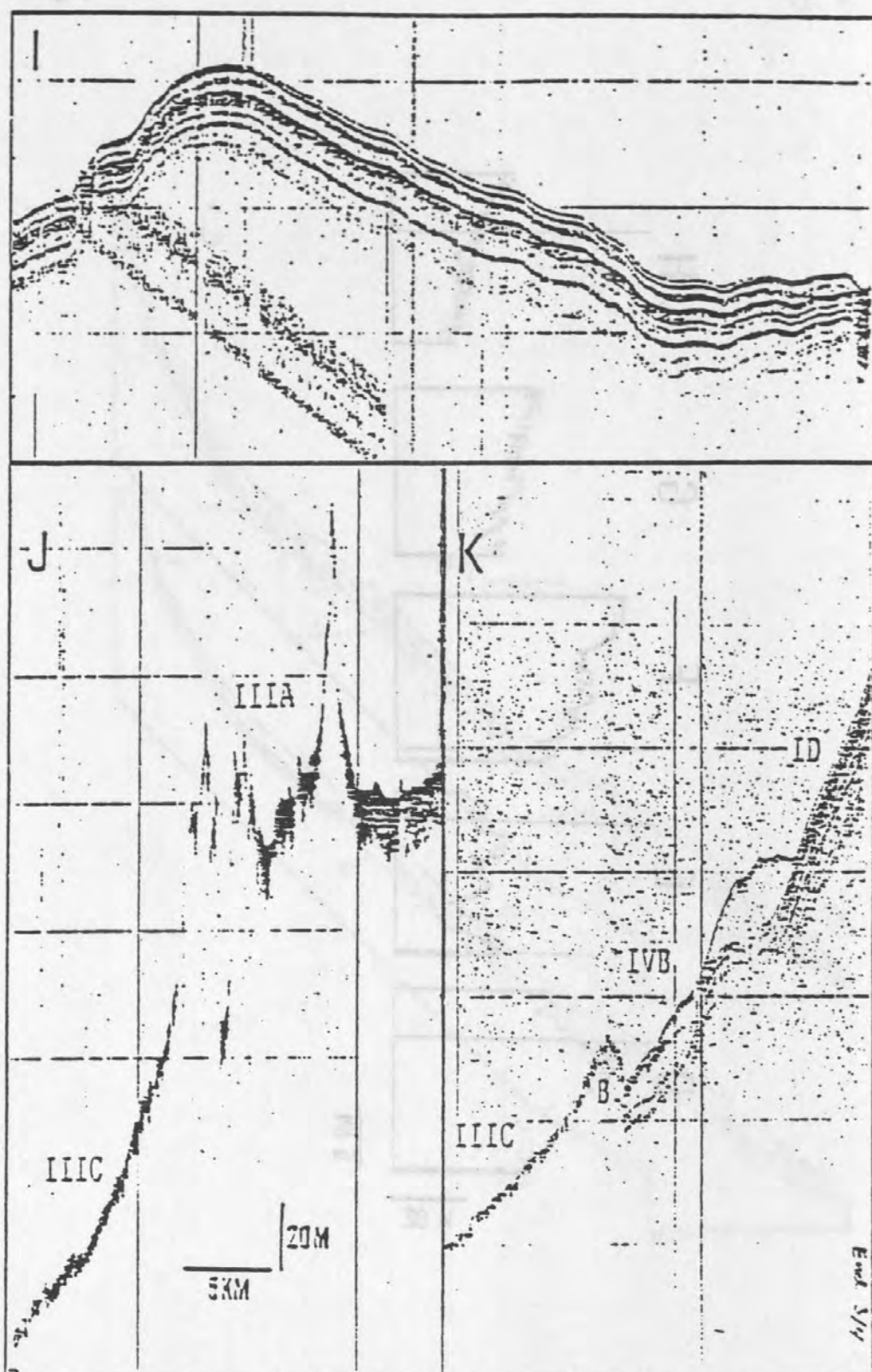


Fig. 7

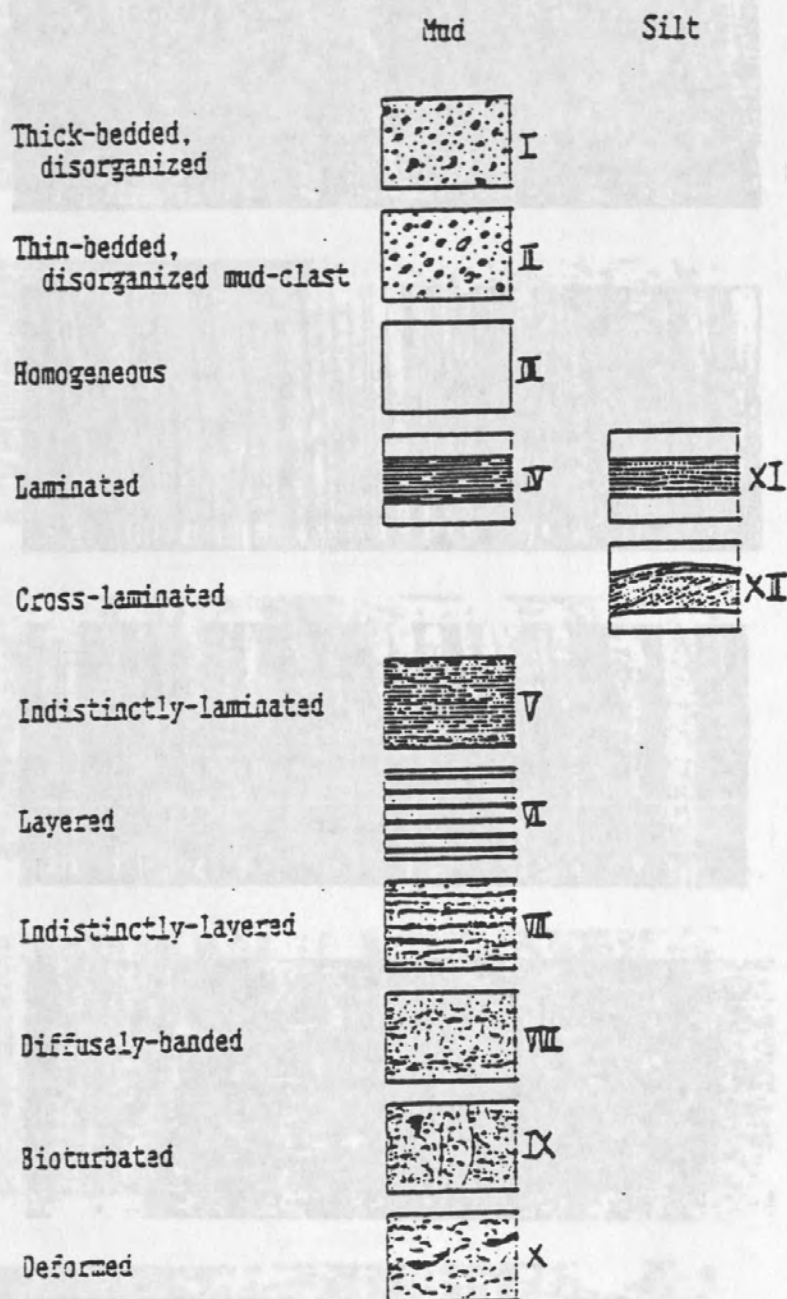
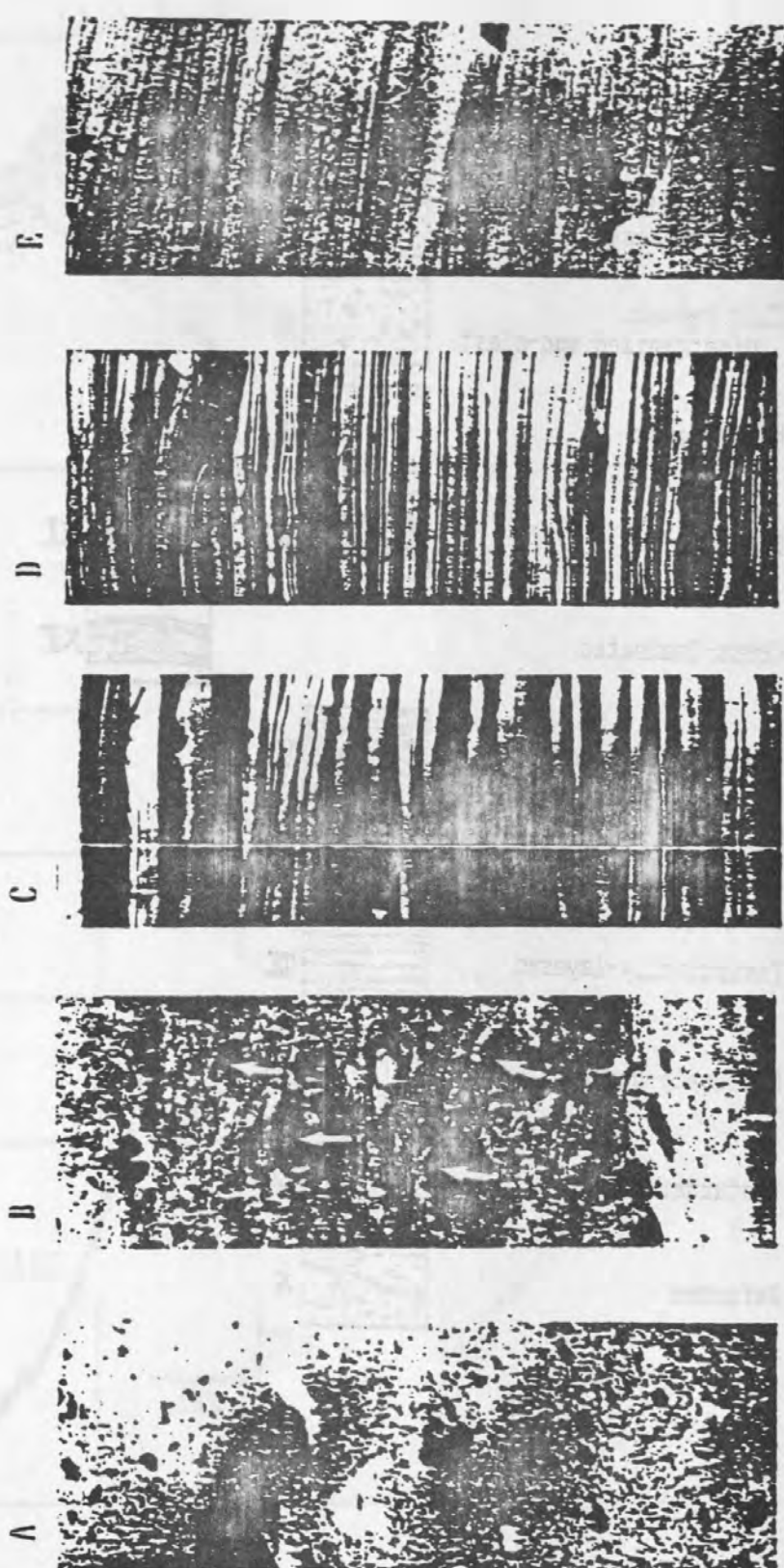


Fig. 8



cm
5
0

Fig. 8 (continued)

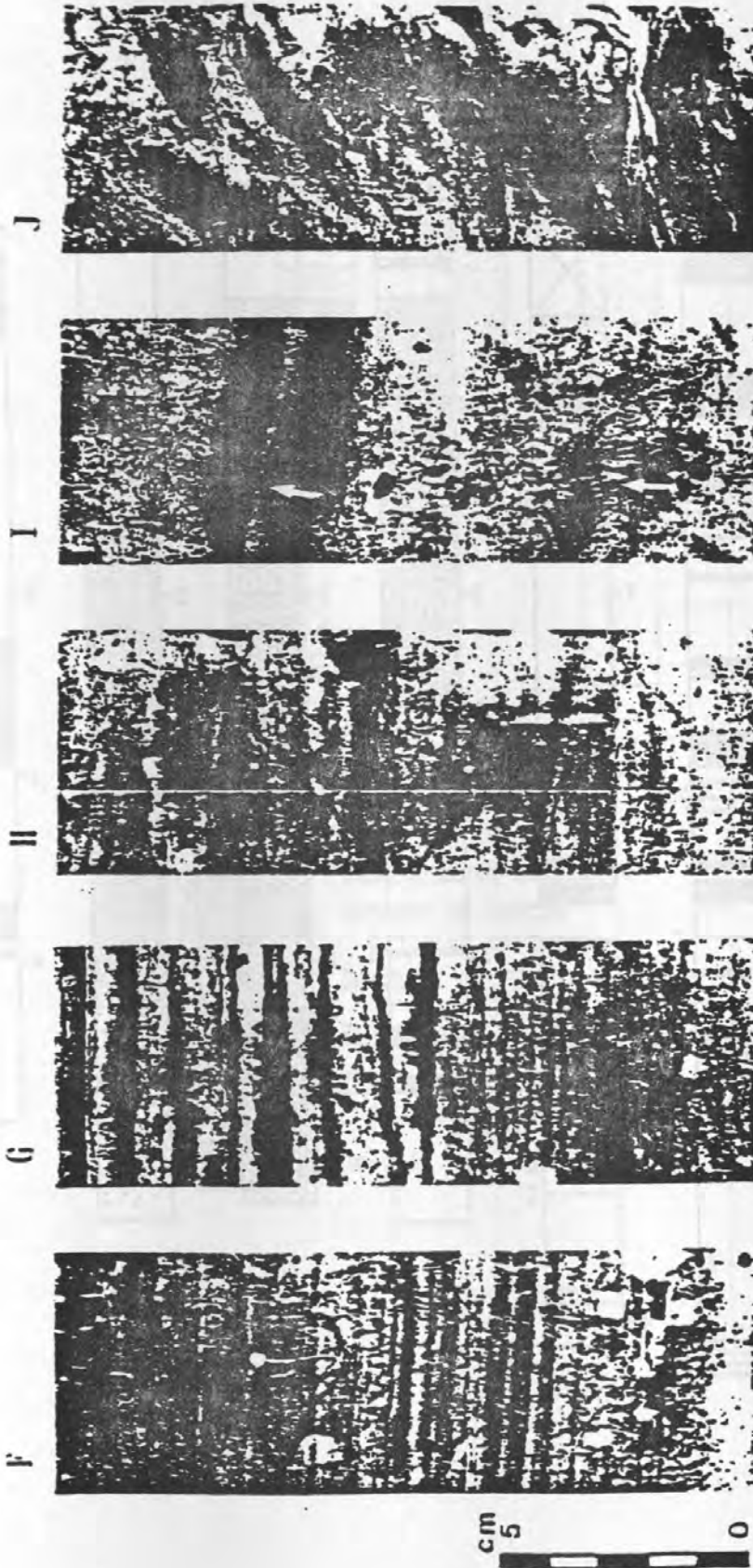


Fig. 9

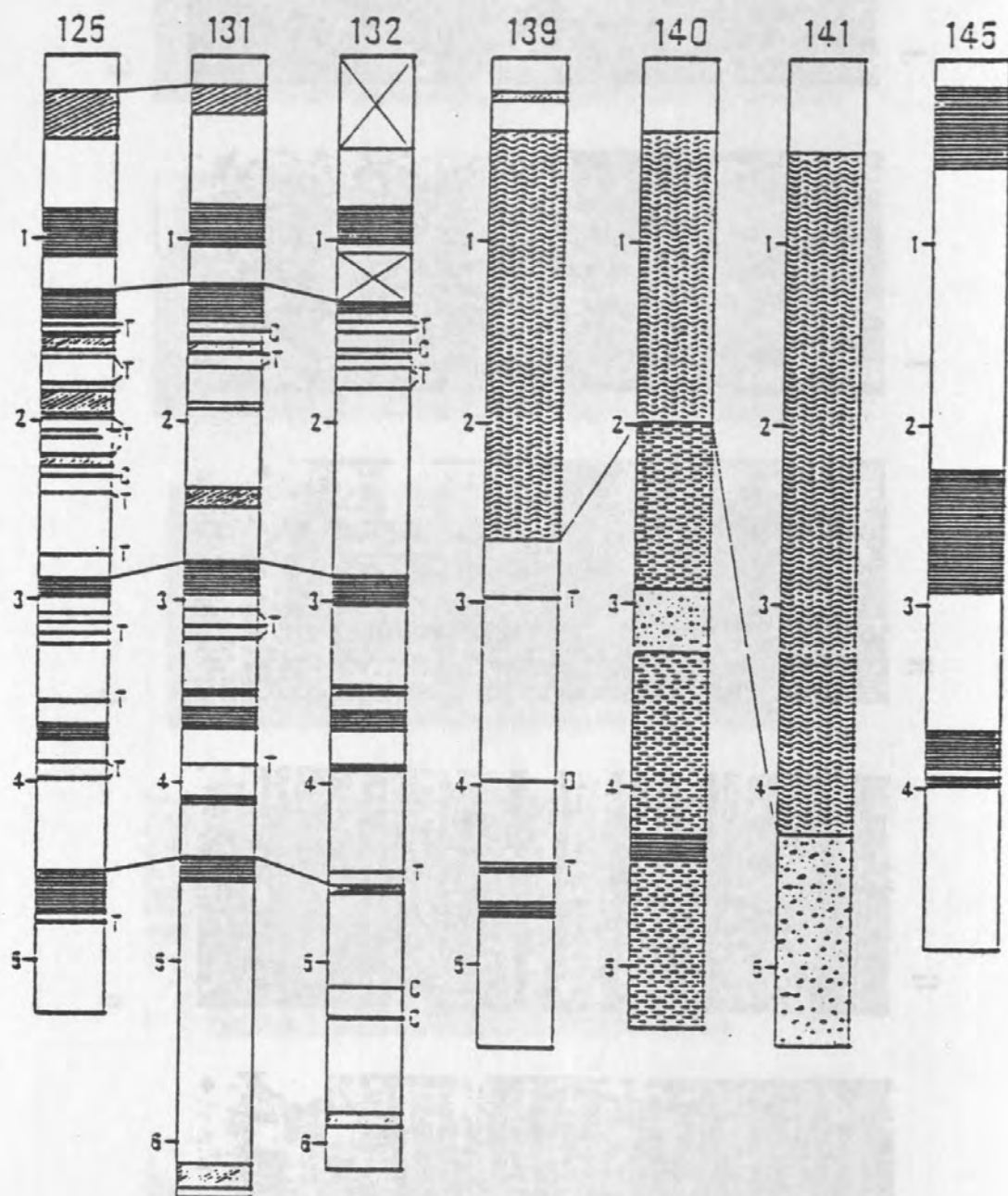


Fig. 9 (continued)

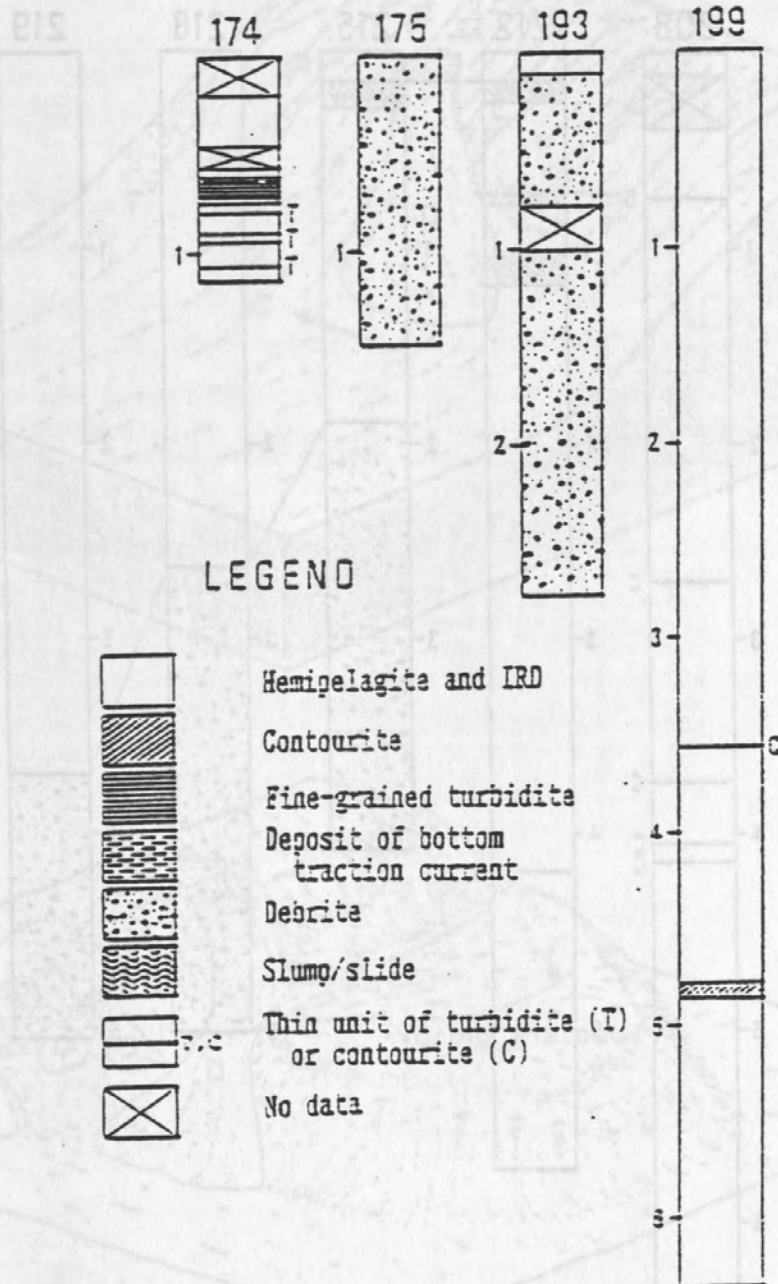


Fig. 9 (continued)

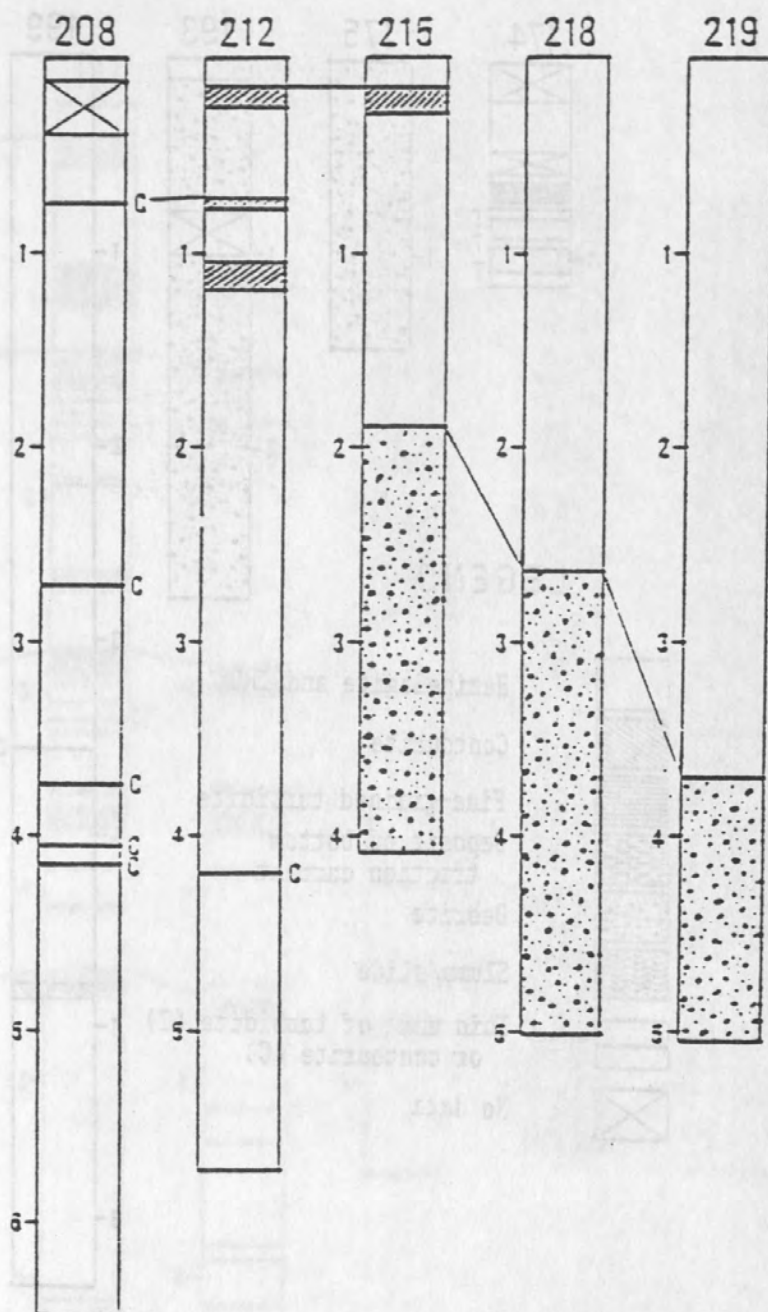
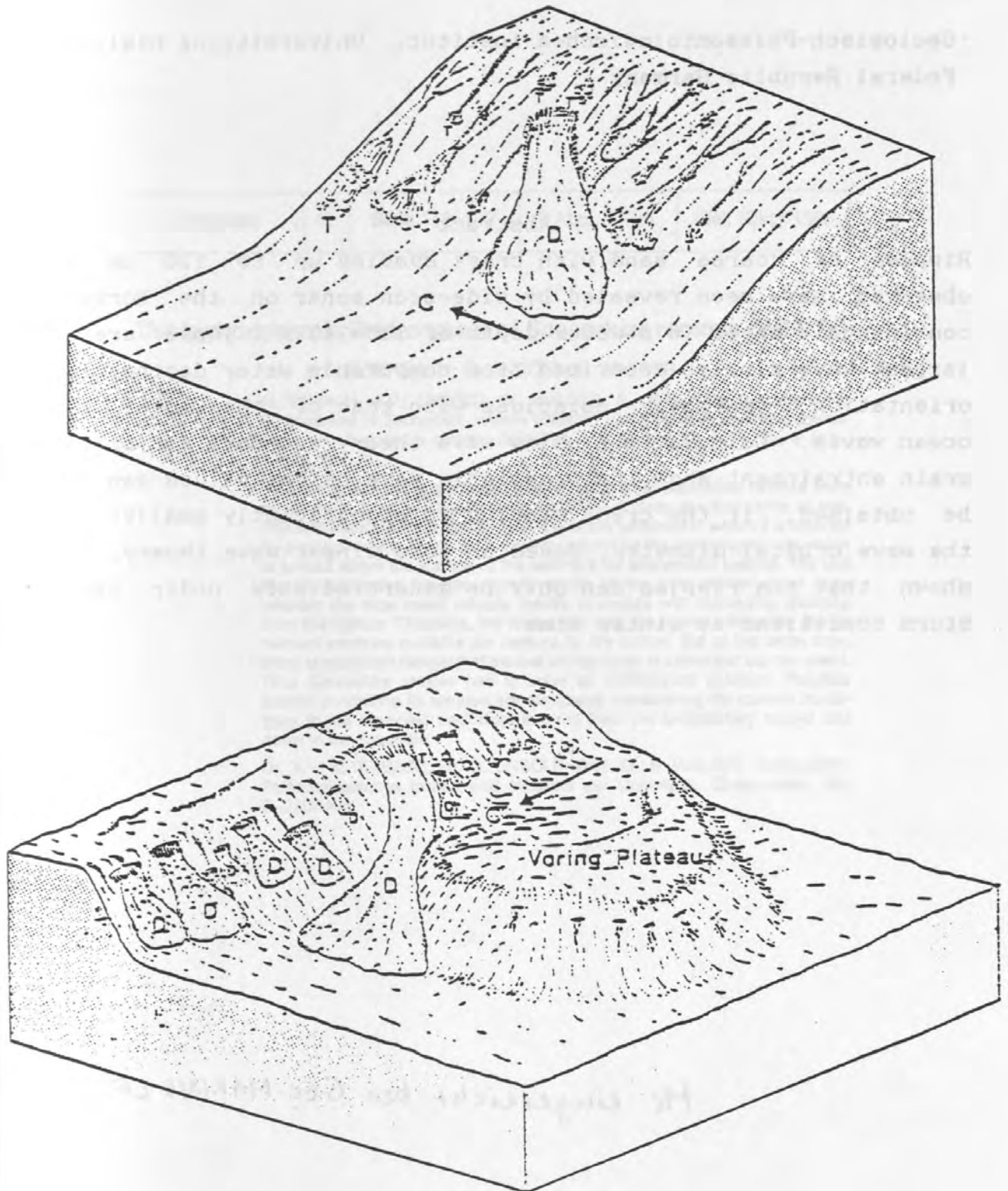


Fig. 10



Coarse-sand wave ripples on the Mid-Norwegian Continental Shelf

F. Werner¹ and G. Unsoeld¹

¹Geologisch-Palaeontologisches Institut, University of Kiel, Kiel,
Federal Republic Germany

Abstract

Ripples of coarse sand with crest spacing up to 120 cm were observed have been revealed by side-scan sonar on the Norwegian continental shelf in a water depth of 135-140 m. These are the largest wave ripples described from comparable water depths. Their orientation generally coincides with that of the local large ocean waves. Calculations using wave theory and data for critical grain entrainment show that realistic wave height values can only be obtained, if the crest spacing is significantly smaller than the wave orbital diameter. Based on the linear wave theory, it is shown that the ripples can only be generated only under extreme storm conditions at winter time.

Ms. eingereicht bei GEO-MARINE LETTERS.

Meyniana	40	Seite 119-132	6 Abb., 1 Tab.	Kiel, (Okt.) 1988
----------	----	---------------	----------------	-------------------

The hydrodynamic Environment of *Saccorhiza ramosa* (BRADY)

A.V. ALTENBACH; G. UNSÖLD; E. WALGER

ALTENBACH, A.V.; UNSÖLD, G.; WALGER, E., 1988: The hydrodynamic Environment of *Saccorhiza ramosa* (BRADY) (Die Hydrodynamik im Lebensraum von *Saccorhiza ramosa* (BRADY)). – Meyniana 40: 119-132, 6 Abb., 1 Tab., Kiel.

3 specimens of the agglutinated benthic foraminifer *Saccorhiza ramosa* were observed in living positions during the study of deep-sea box-cores at sea. The test emerges erect from the surface of the sediment in which it is moored by a root structure. This provides a firm support for the protoplasmic net which is spread above the surface of the sediment for suspension feeding. The test thereby protrudes into the velocity profile of the near bottom shear flow, wherein the local mean velocity rapidly increases with increasing distance from the bottom. Therefore, the higher the test, the higher will be the flux of nutrient particles available for capture by the animal. But at the same time, there is increased danger that the test will fall down in a stronger current event. Thus *Saccorhiza ramosa* has to solve an optimization problem. Possible factors controlling its solution are discussed, considering the current conditions in the observed habitat as inferred from the sedimentary record laid down in the substrate.

Dr. A.V. ALTENBACH; Dr. G. UNSÖLD; Prof. Dr. E. WALGER, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel.

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

TEILPROJEKT A3

THEMA: REAKTIONEN DES BENTHALS AUF DEN PARTIKELFLUB

TÄTIGKEITSBERICHT 1988-1990 DES TEILPROJEKTES A3

Mitglieder des TP A3 haben im Förderungszeitraum 1988-1990 gemeinsam an 2 Meteor-Expeditionen (M7/3-5 und M10/3) teilgenommen und einzelne Untergruppen darüber hinaus an mehreren kleinen Poseidonreisen. Auf diesen Expeditionen ergab sich die Gelegenheit, die Untersuchungen der Reaktion des Benthals auf pulsartige Nahrungseinträge auf dem Vöring-Plateau zu vervollständigen und regional auf Bereiche vor Grönland und der Jan Mayen Bruchzone auszudehnen. Durch die Integration einer mikrobiologischen Arbeitsgruppe, die sich mit dem Umsatz organischer Substanz und enzymatischen Aktivitäten befaßte, konnte die benthosökologische Arbeitsrichtung aber auch die Arbeit mit benthischen Foraminiferen sehr verstärkt werden. Gemeinsame Vorhaben waren die Untersuchung einer Tiefseekuppe im Bereich des Vöring-Plateaus, an dem auch das TP A2 wesentlich beteiligt war, und vor allem ein gemeinsames Bordexperiment, in dem die Sedimentation einer Herbstplanktongemeinschaft simuliert und der Effekt auf die benthischen Organismen untersucht wurde.

1. Reaktion des Benthals auf pulsartige Sedimentationsereignisse

Auf dem Vöring-Plateau konnte die Stoffwechselreaktion auf die Sedimentation von Kopepodenkotballen dokumentiert werden (Graf, 1989). Die Reaktion erfolgte ohne Zeitverzögerung. Eine hohe Bioturbationsgeschwindigkeit wurde durch die Gänge von Sipunculiden und Enteropneusten erreicht (Romero-Wetzel, 1987, 1989) und eine Tiefenwirkung bis 10 cm ins Sediment hinein nachgewiesen. Die benthischen Organismen zeigten eine physiologische Aufwachreaktion, die sich besonders in Adenosin-nukleotid-Pool nachweisen ließ (Graf, 1989). Diese biochemische Anpassung an den saisonalen Partikelfluß konnte vor allem an

isolierten Foraminiferen verdeutlicht werden (Linke, 1989), die als Reaktion auf einen Nahrungseintrag einen sehr hohen AMP-Pool in ATP umwandeln können.

Im Bereich des Ostgrönlandstroms (JGOFS-Station 72⁰N) waren sehr ähnliche Reaktionen zu beobachten. Allerdings erfolgt hier der Nahrungspuls im Frühjahr in Form von Eiskantenblüten, d. h. Diatomeenzellen und Aggregate erreichen direkt das Sediment. Der Eintrag in Form von Chlorophyll a ist 6-8 mal größer als auf dem Vöring-Plateau. Südlich von Jan Mayen wurde erstmals in unserem Untersuchungsgebiet Tiefsee-Fluff gefunden, der aber nicht in direkter Beziehung zur Frühjahrsblüte zu stehen scheint.

2. Mikrobielle Substratumsätze und enzymatische Aktivitäten

Die Bedeutung mikrobieller Substratumsätze für die Modifikation und den Abbau von organischem Material im Sediment beinhaltet folgende Einzelaspekte: Abbau von partikulärem organischen Material (enzymatische Aktivitäten), Oxidation der gelösten Hydrolyseprodukte (Remineralisierung) sowie Inkorporation von Kohlenstoff in Zellmaterial (Biomasseproduktion).

Da der enzymatische Abbau partikulären organischen Materials den einleitenden und geschwindigkeits-begrenzenden Schritt in der Oxidation organischen Kohlenstoffs im Sediment darstellt, kommt der Messung enzymatischer Abbauraten besondere Bedeutung zu. Für die Messung enzymatischer Aktivitäten wurden umfangreiche methodische Arbeiten mit fluoreszenz-markierten Modellsubstraten (z.B. Fluoresceindiacetat) durchgeführt. Die hydrolytische Spaltung dieser Modellsubstrate reflektiert den Pool natürlicher Enzyme (z.B. Hydrolasen) im Sediment, die von den benthischen (Mikro)organismen als Reaktion auf die Verfügbarkeit von organischem Material gebildet wurden. Nach entsprechender Standardisierung kann das enzymatische Abbaupotential aus der Hydrolyse-rate der Modellsubstrate errechnet werden.

Enzymatische Abbauraten von organischem Material in Sedimenten des Europäischen Nordmeeres zeigten beträchtliche großskalige und kleinräumige Variationen, die eine enge Beziehung zum Besiedlungsmuster benthischer Fauna und damit zum Eintrag von Nährstoffen in das Sediment erkennen ließen.

In Sedimenten des Vöring-Plateaus stiegen die enzymatischen Hydrolyseraten hangwärts deutlich an. Die in intermediären Sedimenthorizonten gemessenen enzymatischen Stimulationen sind offenbar auf die Bioturbationsaktivität von Makrofaunaorganismen (Sipunculiden, Enteropneusten) und die damit verbundene Verfrachtung von organischem Material zurückzuführen. Durch feinskalige Beprobungen der Gangsysteme konnte gezeigt werden, daß enzymatische Aktivitäten sowie auch die mikrobielle Besiedlung an der Innenwand akkumulierten und zum umgebenden Sediment hin signifikant abnahmen. Zwischen der Größe der untersuchten Organismen (Enteropneusten, Echiuriden, Anthozoen, Polychaeten, Sipunculiden, Foraminiferen) und ihren enzymatischen Aktivitäten ergab sich eine deutliche Beziehung: je kleiner die Organismen, desto größer der Pool assoziierter hydrolytischer Enzyme. Die Größenordnung enzymatischer Aktivitäten, die in Verbindung mit separierten Körperteilen der Organismen gemessen wurde, stand in enger Beziehung zur physiologischen Funktion der Körperteile.

Gegenüber dem Vöring-Plateau zeichneten sich Sedimente im Ostgrönlandstom (Profil vor dem Scorebysound) durch geringere Abbauraten organischen Materials aus. Die enzymatischen Aktivitäten waren an der Sedimentoberfläche am höchsten und sanken mit zunehmender Tiefe kräftig ab. Intermediäre Maxima waren nicht erkennbar.

Feinskalige Analysen von Sedimentprofilen in der Jan-Mayen Bruchzone zeigten unmittelbar an der Sedimentoberfläche extrem ausgeprägte Gradienten des enzymatischen Abbaus von organischem Material: Innerhalb des ersten Zentimeters sanken die Hydrolyseraten

um nahezu zwei Größenordnungen ab. Selbst in küstennahen, nährstoffreichen Sedimenten wurden derartige Gradienten bislang nicht gemessen. Da diese Gradienten mit dem Massenvorkommen von agglutinierten Foraminiferen (Gattungen *Hyperammina* und *Reophax*) korrelierten, war zu vermuten, daß die Foraminiferen im wesentlichen zu dem großen Pool hydrolytischer Enzyme beitrugen. Diese Hypothese konnte durch Paralleluntersuchungen einzelner isolierter Foraminiferen bestätigt werden. Hierbei zeigte sich, daß die enzymatische Aktivität einer lebenden Foraminifere bereits der Aktivität entsprach, die in einem Kubikzentimeter Oberflächen-sediment gemessen wurde. Paralleluntersuchungen mikrobieller Zahl, Biomasse und Produktion ergaben keine ausgeprägten Gradienten an der Sedimentoberfläche. Hieraus kann geschlossen werden, daß die Mikroorganismen eher vom Stoffwechsel der Foraminiferen profitieren (Aufnahme von Stoffwechselprodukten, Abbau toter Foraminiferen), als daß sie die Hauptabbauer von organischem Material darstellen.

Das unterschiedliche Verteilungsmuster hydrolytischer Aktivitäten in Sedimenten des Vöring-Plateaus und der Jan-Mayen Bruchzone verdeutlicht unterschiedliche Strategien benthischer Organismen in der Verwertung von organischem Material. Während in Sedimenten des Vöring-Plateaus ein Großteil des sedimentierten Materials offenbar in Gangsystemen von Makrofaunaorganismen konzentriert und abgebaut wird, findet der überwiegende Abbau in den mit Foraminiferen besiedelten Sedimenten der Jan-Mayen Bruchzone unmittelbar an oder bereits oberhalb der Sedimentoberfläche statt. Hieraus ergeben sich bedeutende Konsequenzen für die Remineralisierung und die Ablagerung von organischem Material im Sediment.

Für einige der produktivsten Foraminiferenstationen konnte die benthische Remineralisierung anhand der Freisetzung von CO_2 gaschromatographisch in Inkubationsversuchen gemessen werden. Die Entwicklung von CO_2 war linear über die Inkubationszeit, so daß Nettofreisetzungsraten errechnet werden konnten. Setzt man vor-

aus, daß 10% des gebildeten CO_2 aus der Auflösung von Karbonat stammen (Überschätzung der Respiration), so gibt sich eine benthische Kohlenstoff-Oxidation von bis zu 30 mg C pro m^2 Sediment pro Tag. Vergleicht man die CO_2 Konzentration mit der Produktion, so resultiert für die Sedimentoberfläche eine CO_2 -Turnoverzeit von ca. 10 Tagen. Durch die hohe Remineralisierungsrate von organischem Material kommt es an diesen Stationen zu einer beträchtlichen Freisetzung von oxidiertem Kohlenstoff (CO_2) an das Bodenwasser.

In den mit Foraminiferen besiedelten Sedimenten schwankte der organische C-Gehalt zwischen 3.2 und 7.9 μg , der organische N-Gehalt zwischen 0.5 und 1.1 μg pro mg Trockengewicht Sediment (C/N-Verhältnis zwischen 5.7 und 6.6; Sedimenthorizont 0-0.5 cm). Generell wurde mit zunehmender Sedimenttiefe ein kontinuierlicher Rückgang der C- und N-Gehalte gemessen. Offenbar bedingt durch die relative Anreicherung von N gegenüber C lag selbst in Tiefen von 30 cm noch ein C/N-Verhältnis von 8.0 vor. Vergleichsstationen ohne Foraminiferenbesiedlung (nördlich von Jan-Mayen, Lofotenbecken) zeigten höhere C- und N-Werte (zwischen 9.8 und 12.0 μg C bzw. zwischen 1.4 und 1.7 μg N; C/N-Verhältnis zwischen 6.9 und 7.1; Sedimenthorizont 0-0.5 cm). Aus den generell um eine Größenordnung geringeren Hydrolyseraten organischen Materials und den vernachlässigbaren Nettofreisetzungsraten von CO_2 kann geschlossen werden, daß das organische Material an diesen Stationen zum größten Teil refraktärer Struktur ist und damit für benthische Remineralisierungsprozesse nur begrenzt zur Verfügung steht. Auch der geringere Prozentsatz von Bakterienkohlenstoff am Gesamtkohlenstoff (ein indirektes Maß für abbaubaren C) deutet darauf hin, daß das organische Material an diesen Stationen schwer abbaubar ist. Durch die Akkumulation dieses resistenten organischen C mag der (gegenüber den mit Foraminiferen besiedelten Sedimenten) höhere organische C-Gehalt dieser Sedimente erklärt werden.

Die bislang vorliegenden Daten lassen vermuten, daß zwischen der

Konzentration, den enzymatischen Abbauraten und der Remineralisierung von organischem C sowie dem mikrobiellen C sedimentspezifische Beziehungen bestehen. Sollten sich diese Vermutungen durch die weiteren Untersuchungen bestätigen, so läßt sich auf der Grundlage dieser Beziehungen der Pool organischen C in Sedimenten des Europäischen Nordmeeres charakterisieren: Wieviel des organischen Materials ist verfügbar für mikrobielle Substratumsätze? Welcher Anteil unterliegt der mikrobiellen Remineralisierung? Welcher Anteil wird in Biomasse (aktivem C) festgelegt? Der Interpretation dieser Beziehungen zwischen den genannten Parametern kommt in der folgenden Antragsphase besondere Bedeutung zu.

3. Aktuopaläontologie

Mit der zweiten Untersuchung zur Verbreitung benthischer Foraminiferen im Europäischen Nordmeer liegen heute Informationen über die weiträumige Verbreitung der rezenten Arten vor, die für die geplanten biologischen, paläontologischen und paläoozeanographischen Untersuchungen wesentliche Grundlagen liefern. Diese Verbreitungsstudien werden vorerst abgeschlossen, ebenso wie die seit fünf Jahren betriebenen Studien zur saisonalen Entwicklung der Biomasse der benthischen Foraminiferen. Wie im Flachwasser ist ihr Wachstum auch in der Tiefsee nachweislich zu schnell und direkt auf den eintreffenden "flux" ausgerichtet, um mittelfristige, langsamere Tendenzen aufzuzeichnen. Größere, metazoische Formen dürften, wenn überhaupt, besser geeignete Studienobjekte für solche Studien darstellen. Die Ergebnisse aus den kontrollierten Fütterungsversuchen stützen diese Resultate (vgl. 5. Hälterungsexperiment). Die bereits zu Beginn unserer Untersuchungen vermutete, außergewöhnliche Bedeutung der benthischen Foraminiferen für die Umsatzraten in der Tiefsee kann, ganz wesentlich durch die interdisziplinäre Arbeit mit Benthos-Ökologen und Mikrobiologen getragen, als bestätigt betrachtet werden.

Wesentliche Einsicht in die Ökologie der benthischen Tiefsee-

Foraminiferen, ihre Anpassung an bestimmte Transport- und Strömungsmechanismen und ihre Bedeutung innerhalb des Partikelflusses und der Nahrungskette haben die in-vivo Beobachtungen und die abgestimmten REM- und TEM-Untersuchungen zur Plasmastruktur und zum Inhalt von Futtervakuolen erbracht. Neben den bereits vorgestellten Ergebnissen zur Ökologie einiger Tiefsee-Vertreter aus den Gattungen *Cibicidoides*, *Cibicides*, *Crithionina*, *Planulina*, *Pyrgo*, *Rupertina*, *Saccorhiza* und *Uvigerina* kommen in Vorbereitung befindliche Arbeiten über *Cribr stomoides subglobosum*, *Miliolinella subrotunda* und *Planispirinoides bucculentus*. Die letzten, noch fehlenden Vertreter aus den Gattungen *Oridorsalis* und *Epistominella*, die im Zeitraum intensiver klimatischer Wechsel als wichtige Indikator-Arten vermutet werden, konnten mit den vorhandenen Arbeitsmitteln (Benthos-Container, Kühlmikroskop) nicht in hinreichender Zahl beobachtet und isoliert werden. Für die kleinen oder temporär endobenthischen Formen bleiben spezielle Hälterungs- und Beobachtungstechniken zu entwickeln.

4. Tiefseekuppen

Auf dem Vöring-Plateau konnte der Einfluß des Escarpments auf die Sedimentverteilung und der daraus resultierende Einfluß auf die benthische Lebensgemeinschaft untersucht werden. Die Besiedlungsmuster und die Stoffumsätze des Benthals ließen sich den unterschiedlichen Sedimentakkumulationsraten zuordnen. Meio- und Makrofauna unterschieden sich im Sedimentexportgebiet (Hang und Hangfuß des Escarpments) signifikant vom Sedimentimportgebiet (Strömungsleeseite der Kuppe) (Jensen et al., Manuskript). Die Sauerstoffzehrung war in der angeströmten Hanglage 3 mal so hoch wie im Hauptakkumulationsgebiet, obwohl dort der Gehalt organischer Substanz im Sediment viel höher ist. Eine Tiefseekuppe im Bereich des Ostgrönlandstroms wurde auf der Reise M10/3 mit Hydrosweep vermessen. Die entstandene Karte eignet sich gut für ein ähnliches zukünftiges Projekt nordwestlich von Jan Mayen.

Die Sedimente zeigten hier eine außergewöhnliche Foraminiferenbesiedlung (Gattung Hyperammina), die die darunterliegenden Sedimente stark beeinflusste (siehe Abschnitt: 2).

5. Hälterungsexperiment

Wesentliche Erkenntnisse über die Reaktion des Benthals auf den Eintrag von organischem Material in das Sediment entstammen einem "Fütterungsexperiment", bei dem 96 intakte Sedimentkerne an Bord gehältert wurden und mit natürlichem, künstlich gealtertem Detritus gefüttert wurden. In regelmäßigen Abständen erfolgte die Entnahme und Analyse der gefütterten Sedimente im Vergleich zu unbehandelten Kontrollen. Die Einarbeitung des Futters in das Sediment wurde durch den Einbau von Luminophoren und die Veränderung des organischen Materials im Sediment (Protein) verfolgt. Größere Organismen lebten bis zum Ende des Experimentes, legten neue Gänge an und zeigten aktive Bioturbation. Der Nahrungseintrag von etwa $1,1 \text{ g C m}^{-2}$ löste innerhalb von 1-2 Tagen einen deutlichen Anstieg der Sauerstoffzehrung aus, der ca. 3 Wochen andauerte. In dieser Zeit wurde die zugegebene Nahrung vollständig remineralisiert. Gefütterte und ungefütterte Kontrollen zeigten die im Feld beobachtete physiologische Aufwachreaktion, die bei den Kontrollen allerdings aus Nahrungsmangel schnell zusammenbrach.

Parallel wurden enzymatischen Abbauaktivitäten sowie mikrobielle Biomasseproduktion über die Inkorporation von radioaktiv-markiertem Leucin in Protein und über fluoreszenzmikroskopische Analysen des Biomassespektrums ermittelt. Die wichtigsten Ergebnisse dieses Experimentes lassen sich wie folgt zusammenfassen: Die Verfügbarkeit von organischem Material führte unmittelbar zu einer Stimulation metabolischer Prozesse, die mit zeitlicher Verzögerung aufeinander folgten, so wie es aus dem Wachstumsverhalten von Reinkulturen von Mikroorganismen bekannt ist. Zunächst wurden enzymatische Aktivitäten stimuliert, mit

zeitlicher Verzögerung wurden die Hydrolyseprodukte in die Zellen aufgenommen und in Biomasse inkorporiert. Nur etwa 2 % des in das Sediment eingetragenen Kohlenstoffs wurde in Zellkohlenstoff eingebaut. Als Erklärung mag angeführt werden, daß die Mikroorganismen das verfügbare organische Material zunächst bevorzugt respirieren. In einer späteren Phase könnte dann die Biomasseproduktion eine größere Bedeutung erlangen. So hatte sich nach der Fütterung bereits nach wenigen Tagen die messbare Menge an Kohlenstoff im Plasma der benthischen Foraminiferen durch die Aufnahme von Futterpartikeln fast verdoppelt; aber erst nach über einer Woche führte diese Futteraufnahme zu einer Zunahme der Zellsubstanz von etwa 20 % bei gleichzeitigem Abbau der Futtervakuolen. Diese extrem schnelle Reaktionszeit auf den Futtereintrag wird nur von den Bakterien unterschritten; von den meisten Metazoen sicher überschritten. Der Anteil am gemessenen Gesamtumsatz an Kohlenstoff liegt bei den Foraminiferen bei etwa 10%. Bei dem durchgeführten Experiment konkurrierte der "Fütterungseffekt" mit einem "Hälterungseffekt", der in der Anfangsphase des Experimentes eine kurzzeitige Stimulation mikrobieller Aktivitäten bedingte. Für diesen "Hälterungseffekt" müssen mehrere Gründe diskutiert werden: natürliche Nährstoffquellen werden aufgezehrt, durch lysierende Organismen werden "neue" Nährstoffe verfügbar, durch die Probenentnahme und/oder mechanische Bewegungen der Sedimente wird der mikrobielle Stoffwechsel aktiviert (Nährstoffe werden umverteilt und/oder Reservestoffe aufgebraucht?).

BAKTERIEN IN SEDIMENTEN DER KIELER BUCHT:

ZAHL, BIOMASSE UND ABBAU VON ORGANISCHEM MATERIAL

Als Habilitationsschrift

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Christian-Albrechts-Universität in Kiel

vorgelegt von

Lutz-Arend Meyer-Reil

Kiel 1987

6. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Verbreitung der Bakterien, ihrer Biomasse sowie mit dem bakteriellen Abbau von organischem Material in marinen Sedimenten. Ergebnisse von Untersuchungen in Sedimenten der Kieler Bucht werden in den Mittelpunkt gestellt und in Zusammenhang mit Arbeiten aus der Literatur diskutiert. Besonderes Schwergewicht wurde dabei auf die Diskussion methodischer Probleme der bakteriellen Zellzahl-, Biomasse- und Aktivitätsbestimmung gelegt.

Aus den Ausführungen wird deutlich, daß Bakterien in vielfältiger Weise die Textur und den Umsatz von organischem Material in marinen Sedimenten prägen. Fluoreszenzmikroskopische Bestimmungen der Gesamtbakterienzahl und Biomasse in Sedimenten der Kieler Bucht zeig-

ten, daß in Abhängigkeit von der Art des Sedimentes die Zahlen zwischen 10^8 und 10^{11} Zellen pro g Trockengewicht Sediment schwankten. Die korrespondierende Biomasse lag zwischen 1 und 1000 µg Bakterienkohlenstoff pro g Sediment. Entsprechende Zahlen sind für vergleichbare Sedimente auch in der Literatur angegeben. Bakterienzahl und Biomasse stiegen in der Regel mit zunehmendem organischen Gehalt und abnehmender Korngröße des Sedimentes an. Sandig-schlickige Sedimente der Kieler Bucht boten gegenüber sandigen und schlickigen Sedimenten optimale Bedingungen für die Entwicklung der Bakterienpopulationen: Hier wurde das größte durchschnittliche Zellgewicht ($2,0 \times 10^{-8}$ µg Kohlenstoff) sowie der höchste bakterielle Kohlenstoffgehalt (0,9 % des Gesamtkohlenstoffgehaltes des Sedimentes) gemessen. Diese Werte liegen an der unteren Grenze der in der Literatur veröffentlichten Daten.

Für die Messung des bakteriellen Abbaus von organischem Material wurde eine Einspritztechnik verwendet, bei der µl-Portionen von Modellsubstraten in ungestörte Sedimentkerne injiziert wurden. Als Modellsubstrate für den extrazellulären enzymatischen Abbau von partikulärem Material dienten an organische Substrate gebundene Reaktivfarbstoffe wie auch Methyl-Umbelliferyl-Derivate verschiedener organischer Komponenten. Die Messung der Inkorporation gelöster organischer Substrate in bakterielle Biomasse erfolgte unter Verwendung radioaktiv-markierter Substanzen (Tracer-Methode). Die Problematik der Verwendung der erwähnten Modellsubstrate wurde ausführlich diskutiert.

Bakterienzahl, Biomasse und Aktivität (enzymatische Hydrolyse von partikulärem organischen Material, Inkorporation gelöster organischer

Substrate) in Sedimenten der Kieler Bucht unterlagen ausgeprägten saisonalen Variationen, die vornehmlich auf die Anreicherung von organischem Material als Folge von Sedimentationsereignissen zurückgeführt werden konnten. Im Frühjahr und Herbst führte der Eintrag der Phytoplanktonblüten in das Sediment zu einer Stimulation der enzymatischen Aktivitäten und der Inkorporation gelöster organischer Substrate. Besonders im Herbst reagierten die Bakterien auf die Verfügbarkeit von organischem Material primär mit Biomasseproduktion. Die Zellteilung erfolgte mit deutlich zeitlicher Verzögerung. Kurzfristig ergaben sich drastische Verschiebungen im Größenspektrum der bakteriellen Biomasse. Diese können als empfindlicher Indikator für Änderungen der Umweltparameter gewertet werden. Im Winter führte die Akkumulation von resistentem organischen Material im Sediment zu einer langsamen, kontinuierlichen Biomasseproduktion, die sich damit deutlich von der spontanen, kurzfristigen Stimulation bakterieller Aktivitäten im Frühjahr und Herbst unterschied.

Während die bakteriellen Aktivitäten relativ große saisonale Schwankungen zeigten, variierten bakterielle Zahl und Biomasse nur geringfügig. Besonders im Frühjahr und Herbst führten einzelne Sedimentationsereignisse zwar zu einem Anwachsen der Zellzahl und Biomasse, die bakteriellen Parameter wurden jedoch durch Regulationsmechanismen (z. B. erhöhten Freßdruck) sehr schnell wieder auf Werte innerhalb der "normalen" Variationsbreiten reduziert. Diese erwiesen sich als sedimentspezifisch.

Die Mehrzahl der untersuchten Sedimentprofile aus der Kieler Bucht zeichneten sich durch spezifische Wechselwirkungen zwischen den unterschiedlichen Aspekten bakterieller Aktivitäten (enzymatische

Hydrolyse von organischem Material, Inkorporation gelöster Substrate, Teilungsaktivität) aus. Veränderungen der Umweltparameter (z.B. Eintrag von Nährstoffen in das Sediment) pflanzten sich offenbar sehr schnell durch das Sedimentprofil fort und bestimmten in Abhängigkeit von der Vorgeschichte des Sedimentes dessen spezifische Reaktion. Die Mechanismen dieses schnellen "Informationsflusses" bleiben ungeklärt.

Informationen über bakterielle Produktion in marinen Sedimenten liegen bislang nur vereinzelt vor und müssen wohl als eine vorläufige Einschätzung des Bereiches möglicher Produktion verstanden werden. Basierend auf dem Anstieg der bakteriellen Biomasse als Antwort auf den Eintrag der Phytoplanktonblüten im Frühjahr und Herbst sowie aufgrund der Nährstoffanreicherung im Winter errechneten sich für Sedimente der Kieler Bucht Produktionswerte zwischen 10 und 370 mg² Bakterienkohlenstoff pro m² Sediment pro Tag. Dieser Bereich deckt sich mit Literaturdaten, denen ganz verschiedene Meßmethoden zugrundeliegen. Verglichen mit der durchschnittlichen Primärproduktion in der Kieler Bucht bedeuten die ermittelten Produktionswerte, daß im Jahresmittel 5 % der planktischen Primärproduktion für die benthische bakterielle Sekundärproduktion genutzt wird. Die errechneten Wachstumserträge (Effektivität, mit der organisches Material in bakterielle Biomasse überführt wird) in Sedimenten der Kieler Bucht lagen je nach Jahreszeit zwischen 2 und 10 %.

Revue de Paléobiologie	Vol. Spéc. N° 2	Benthos'86	ISSN 0253-6730	p. 719-720	Genève, Mars 1988
------------------------	-----------------	------------	----------------	------------	-------------------

DEEP SEA BENTHIC FORAMINIFERA AND FLUX RATE OF ORGANIC CARBON

by

Alexander V. ALTENBACH

Geologisches Institut und Museum der Christian Albrechts Universität in Kiel, Ludewig Meyn Str. 10, 2300 Kiel 1, Deutschland

KEY WORDS

Benthic foraminifera, Deep water, Ecology, Nutrition, Flux rates, Biomass.

ABSTRACT

In response to data presented by LUTZE, PFLAUMANN and WEINHOLZ (1986) concerning "high productivity patches" in patterns of benthic foraminifera in Late Pleistocene deep sea cores, the influence of nutrition on the assemblages was discussed at BENTHOS'86. First results in the comparison of biomass and flux rates of organic carbon are given here to keep this discussion alive.

A wet combustion method is used for the measurement of biomass (organic carbon) of benthic foraminifera (ALTENBACH, 1987). The resulting empirical allometric growth curves of species and biomass of populations are described in ALTENBACH (1985). The data on the distribution and standing stocks of benthic foraminifera (> 250 micron) from LUTZE (1980) and LUTZE and COULBOURN (1984) were used for the determination of biomass in 83 samples collected off NW-Africa. Biomass of small benthic foraminifera (63-250 micron) in this area is only important in the uppermost 200 m water depth (ALTENBACH, 1985). According to LUTZE and COULBOURN (1984), samples are plotted in a three step vertical exaggeration of the depth scale so that maps herein are directly comparable.

Annual flux rates of particulate organic carbon (g m^{-2}) to the sea bottom are compiled by data on surface productivity from SCHEMAINDA *et al.* (1975) and KOBLENTZ-MISHKE *et al.* (1968) and the empirical function given in SUESS (1980) :

$$C(f) = C(p) / (0.0238 \cdot Z + 0.212)$$

$C(p)$ is the primary production rate of carbon at the surface, $C(f)$ is the organic carbon flux and Z is the water depth.

Down to 1000 m water depth biomass exceeds 50 mg org. C m^{-2} at most stations, while annual flux rates are higher than 3 g. org. C m^{-2} (Fig. 1a, b). Low biomass at 15° N (300-500 m water depth) is correlated with oxygen minimum values, and the area from 22° N to 30° N indicates large downslope transport by relatively coarse grained sediments down to 500 m (see Fig. 2a and Fig 3e in LUTZE and COULBOURN, 1984). In the main upwelling area annual productivity is higher than 200 g org. C m^{-2} between 21° N and 18° N, so that annual flux rates of 3 g org. C m^{-2} go down from 1000 m at 35° N to 3000 m at 21° N. The same trend is visible in foraminiferal biomass; flux rates of 2 - 3 g org. C per square meter and year are necessary for broad areal biomass higher than 50 mg. org. C m^{-2} . Although determination of flux rates and biomass do depend on empirical functions, and results therefore can best be used for comparison of ranges, the correlation is sufficient at depth greater than 1000 m (28 observations, correlation coefficient is 0.524).

While it seems reasonable that high biomass is caused by high flux rates of organic matter, the vertical border of high biomass at 22° N also is the boundary between the "Uvigerina peregrina - biofacies" and the "Cibicoides kullenbergi - biofacies" described from this area by LUTZE and COULBOURN (1984). No other reasonable influence can be deduced, neither by oxygen contents nor salinity, temperature or water masses (compare Fig. 3a-f in LUTZE and COULBOURN, 1984). It can be stated, that off NW-Africa *Uvigerina peregrina* and associated species are dominant, where annual flux rates are higher than 2 to 3 g org. C m^{-2} . Species in the *Cibicoides kullenbergi* - group (including *C. wuellerstorfi* and *Saccorhiza ramosa*) successfully can adapt to habitats with low flux rates while *U. peregrina* cannot.

Die Reaktionen des Benthals auf den saisonalen Partikelfluß und die laterale Advektion, sowie deren Bedeutung für Sauerstoff- und Kohlenstoffbilanzen

GRAF, G.

Zusammenfassung

Eine Lebensgrundlage der Organismen, die unterhalb der belichteten Zone des Meeres am Meeresboden, im Benthos, leben, ist die pflanzliche Produktion im Wasser, dem Pelagial. Der quantitative Zusammenhang zwischen pelagisch produziertem Material und der Aktivität der Organismen im Meeresboden wurde 1973 von Hargrave durch ein Modell beschrieben. Obwohl dieses Modell aus 20 Daten von andersartigen Meeresgebieten abgeleitet wurde, scheint es auch auf die Kieler Bucht zuzutreffen. Etwa $1/3$ der im Wasser produzierten pflanzlichen Substanzen verbleibt den Organismen am Meeresboden als Nahrung, wenn man 1 m^2 Meeresboden mit dem unmittelbar darüber liegendem Wasser vergleicht.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist, dieses Modell einer Kopplung zwischen den beiden Lebensräumen Benthos und Pelagial realistisch zu erweitern. Es wird berücksichtigt, daß 1) der Partikelfluß aus dem Pelagial ins Benthos eine laterale, horizontale Komponente hat, daß 2) Bodentiere aktiv Nahrung aus dem Wasser herausfangen, daß 3) die Tiere im Sediment durch ihre mechanische Aktivität (Bioturbation) Partikel vergraben oder zurück ins Wasser geben sowie Wasser durchs Sediment pumpen, und daß schließlich 4), physikalische Prozesse wie Erosion und Diffusion eine Rolle spielen.

Da viele der beteiligten Prozesse saisonal gesteuert sind, ist zu verschiedenen Jahreszeiten eine unterschiedliche Kopplung der beiden Lebensräume zu erwarten. Die aufgeführten Transportprozesse haben zur Folge, daß Menge und Qualität des organischen Materials im Sediment, also die Nahrung der Bodentiere, sich ebenfalls saisonal verändert. Die Körpermasse der Bodentiere selbst stellt nur einen geringen Anteil an dem gesamten organischen Material im Meeresboden.

Wenn neu produziertes Algenmaterial zum Meeresboden absinkt, ein Ereignis, das besonders im Frühjahr und Herbst von Bedeutung ist, reagieren die Bodentiere ohne Zeitverzögerung. Dieser Befund läßt sich für die Kieler Bucht, die zentrale Ostsee und auch für das Europäische Nordmeer bestätigen. In der Kieler Bucht erhöhen die Organismen innerhalb einer Woche ihren Stoffumsatz dabei um den Faktor 7. Der Effekt der Nahrungszufuhr übertrifft den Effekt von Temperaturänderungen im Laufe eines Jahres eindeutig.

Kleine Organismen profitieren unmittelbar von solchen Eintragsereignissen. Bakterien verbrauchen etwa 60-80%, Einzeller 20% der eingetragenen Nahrung. Für mehrzellige Organismen verbleibt nur wenig, sie können aber als zweites Glied der Nahrungskette auch die neu produzierten Bakterien und Einzeller nutzen. Besonders im Frühjahr füllen Tiere wie die Muschel *Macoma baltica* ihren Vorrat an Reservestoffen auf, ohne den sie später im Sommer nicht zur Reproduktion fähig wären. Die beiden wichtigsten Eintragsereignisse im Frühjahr und Herbst wirken als Zeitgeber für die Fortpflanzungszyklen. Auch durch Verhaltensweise wird die Nutzung der frisch eingetragenen Nahrung verbessert. In der Norwegischen Tiefsee wurde beobachtet, daß Spritzwürmer Nahrung von der Oberfläche des Meeresbodens in tiefe Gangsysteme ziehen und damit der Konkurrenz der Oberflächenbewohner entgehen.

Während des Frühjahres und des Herbstes kommen jeweils innerhalb weniger Tage etwa 2/3 der Gesamtmenge an Nahrung aus dem Wasser am Meeresboden an. Der Meeresboden ist nach solchen Ereignissen grün von einzelligen Algen. Im Winter und vereinzelt auch nach Sommerstürmen werden außerdem noch Großalgen, insbesondere Rotalgen, in den Flachwassergebieten abgerissen, zerrieben und in größere Tiefen verfrachtet. Die Nahrungsversorgung ist ungleichmäßig. Auf kurze Überflußphasen folgen längere Hungerphasen. Das hat wichtige Konsequenzen für das chemische Milieu im Meeres-

boden. Die "Verbrennung" von Nahrung verursacht Sauerstoffzehrung im bodennahen Wasser. Bei zuviel Nahrung kommt es zu Sauerstoffmangel oder sogar zum völligen Sauerstoffschwund, der den Bestand der Bodentiere gefährdet. Aufgrund der Änderung des Sauerstoffgehaltes ändern sich auch die chemischen Bedingungen im Meeresboden, so daß Stoffe in Lösung gebracht werden, die ihrerseits massiv die Vorgänge im Wasser beeinflussen. Hierzu gehören Pflanzennährstoffe wie Phosphat, aber auch Schwermetalle, die eine Vergiftung des Bodenwassers verursachen können. Der Nahrungseintrag aus dem Wasser beeinflußt innerhalb weniger Tage auch solche Organismen, die in der Tiefe des Meeresbodens leben. Nahrungspartikel werden von wühlenden Organismen vergraben. Auf ihrem Weg durch das Sediment werden die Partikel durch Bakterien an- und aufgelöst, so daß auch gelöste Substanzen anschließend tief in das Sediment transportiert werden. Auf diese Weise gelangt nach wenigen Tagen das Signal "frischer Nahrungsversorgung" von der Oberfläche bis in Tiefen von 10 cm und tiefer. Die im Jahresverlauf ungleichmäßige Nahrungsversorgung hat zur Folge, daß der Stoffumsatz am Meeresboden nicht über die Messung der Sauerstoffzehrung ermittelt werden kann, wie es heute noch gängiges Verfahren in der Umweltüberwachung ist. Insbesondere in Phasen mit reduziertem Sauerstoffgehalt im Bodenwasser findet die Verbrennung der Nahrung zum Teil im freien Wasser statt. In der Kieler Bucht ist die Sauerstoffzehrung des Bodenwassers genauso groß wie die Zehrung des Meeresbodens selber. Gärungsprozesse finden statt, wobei Nahrung verwertet wird, ohne daß eine entsprechende Sauerstoffzehrung auftritt. Selbst geringe Strömungsgeschwindigkeiten sind zehnmal größer als hohe Sinkgeschwindigkeiten, mit denen Nahrungspartikel im Wasser absinken. Unmittelbar über dem Meeresboden driften viel mehr Nahrungspartikel vorbei, als in einem vergleichbaren Zeitraum vertikal herabsinken würden.

Filtrierende Bodentiere nutzen diesen lateralen Partikelstrom. Sandklaffmuscheln am Boden der Kieler Bucht fangen pro Quadratmeter mehr Nahrung ein, als auf diese Fläche insgesamt herabsinkt. Das Nahrungsangebot kann auf diese Weise verdoppelt werden.

Im bodennahen Wasser kommt es zu einer Anreicherung von Partikeln, wegen der dort höheren Turbulenz. Die mit der Strömung lateral verdriftenden Partikel sammeln sich, der Schwerkraft folgend, in den tiefsten Bereichen der Kieler Bucht. Kurzfristig kann allerdings ein Sturm auch zum gegenteiligen Effekt führen und Material aus den tiefen Rinnen der Kieler Bucht zurück ins Flachwasser transportieren. Dort bleibt es jedoch nicht auf Dauer liegen. Vermutlich dauert es in der Kieler Bucht durchschnittlich 140 Jahre, bis ein Partikel auf Dauer im Sediment deponiert wird. Auch Partikel, die schon 20 cm im Meeresboden vergraben sind, können durch Bodentiere wieder zurück zur Oberfläche befördert werden. Sie könnten dann erneut aufgewirbelt werden. Erst Partikel, die noch tiefer vergraben werden, sind diesem Kreislauf entzogen. In den tiefsten Teilen der Kieler Bucht hat sich in den letzten 8000 Jahren durch das Herabsinken von pflanzlichen und mineralischen Partikeln eine mehr als 10 m dicke Schicht Sediment gebildet. Die lateralen Prozesse führten zu einer sehr unterschiedlichen Verteilung der Sedimente in der Kieler Bucht. In den tiefsten Teilen sammelt sich Schlick, an den Hängen sandiger Schlick, der die größte Artenvielfalt der Fauna und den größten Nahrungsverbrauch aufweist. In flacheren Gebieten findet sich Sand, der ständig umgelagert wird.

Das tatsächliche Nahrungsangebot für die Bodenorganismen im tieferen Bereich der Kieler Bucht ist durch laterale Transportprozesse etwa 4-5 mal größer als durch das 1973 entwickelte Modell von Hargrave beschrieben wird.

NOTE

A multicalorimeter for the study of biological activity in marine sediments

Gerhard Graf¹, Volker Martens¹, Wolfgang Queisser¹, Peter Weinholz², Alexander Altenbach²

¹ Institut für Meereskunde, Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel 1, Federal Republic of Germany

² Geologisch-Palaeontologisches Institut und Museum der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel 1, Federal Republic of Germany

ABSTRACT: A multicalorimeter is described which allows the measurement of heat production of up to 10 sediment samples simultaneously. System regulation as well as data processing and evaluation are performed by personal computer. The instrument performs well even at non-controlled room temperature down to -0.5°C on board a research vessel. First results from tests employing pressure chambers are presented. An example for a deep-sea heat-production profile is given from the Norwegian Basin, depicting subsurface maxima in benthic activity.

NOTE

Virus-like particles and cytopathological effects in *Elphidium excavatum clavatum*, a benthic foraminiferan

T. Heeger

SFB 313, University of Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany

ABSTRACT: Transmission electron microscopy gives first evidence of virus-like particles (VLP) in the cytoplasm of *Elphidium excavatum clavatum* from the western Baltic Sea. The particles are found mostly in groups or in microcrystalline arrays, in young chambers only. The VLP are about 100 nm in size, non-enveloped, containing an electron-dense core in a translucent intermediate capsid region. Based on digitalized area measurements, VLP-infected individuals are characterized by a significant increase in cytoplasmic vacuoles. Lipid inclusions are drastically reduced by 40.7%. The role of foraminiferans as potential vectors of virus diseases of other aquatic organisms is discussed.

FOUR NEW NEMATODE SPECIES, ABUNDANT IN THE DEEP-SEA BENTHOS OF THE NORWEGIAN SEA

PREBEN JENSEN

SARSIA



JENSEN, PREBEN 1988 06 20. Four new nematode species, abundant in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. – *Sarsia* 73:149–155. Bergen. ISSN 0036-4827.

Four new nematode species are described. *Acantholaimus elegans* sp. n. is characterized by a slender oesophageal region and a small body length (about 400 μ m excluding tail). *Microlaimus copulatus* sp. n. differs from all other microlaimids by the shape of the spicules: proximal portion almost cylindrical, narrow and bent in the middle, and distal portion tapering and very slender; an irregularly shaped distal part of the gubernaculum is present in front of the cloaca. *M. copulatus* belongs to the smallest *Microlaimus* species known with a body length of about 300 μ m. *Molgolaimus minutus* sp. n. is characterized by its spicules being twice as long as the anal diameter (23–25 μ m long); it is the smallest *Molgolaimus* species known with a body length of less than 500 μ m. *Cervonema papillatum* sp. n. differs from the other *Cervonema* species by the presence of preanal supplements, and by a weakly sclerotized cap surrounding the spicules.

Molgolaimus minutus, *Microlaimus copulatus*, and *Cervonema papillatum* were found at 3062 m depth south of the Vøring Plateau where they occurred as the most dominant species with abundances varying from 20 to 24 individuals per 10 cm² down to 3 cm depth, whereas a few *Acantholaimus elegans* occurred scattered at 970–3062 m depth.

Preben Jensen, Sonderforschungsbereich 313 der Universität Kiel, Olshausenstrasse 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany.

Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea

PREBEN JENSEN*

(Received 21 May 1987; in revised form 4 January 1988; accepted 14 January 1988)

Abstract—The deep-sea benthos of the Norwegian Sea contains 20–204 nematodes per 10 cm² down to 3 cm depth at seven stations sampled between 970 and 3294 m water depth. The majority of nematodes occur in the uppermost cm. Biomass varies from 3 to 73 µg C per 10 cm². Individual adult weight of the most dominant species differs by a factor of almost 1000, i.e. from 3–4 ng C to 3400 ng C; however, the majority of the nematodes is small-sized. Species diversity and evenness are high at all stations and each station harbours its specific fauna with little overlap between stations. Analysis of trophic group composition suggests that microbial feeding types (deposit and epistrate feeders) prevail in the deep-sea benthos; predators and scavengers are scarce. It is concluded that the nematode assemblage at each station consists of a mosaic of many microhabitats. The small nematode body weight probably results from limited food supply and/or poor food quality.

Productivity of the Ocean: Present and Past
eds. W.H. Berger, V.S. Smetacek and G. Wefer, pp. 255-269
John Wiley & Sons Limited
© S. Bernhard, Dahlem Konferenzen, 1989

Productivity Record in Benthic Foraminifera

A.V. Altenbach and M. Sarnthein

*Geologisch-Paläontologisches Institut der Christian-Albrechts-Universität
2300 Kiel, F.R. Germany*

Abstract. Single-celled organisms contribute about 50-70% of the total metabolic turnover in the deep sea, and benthic Foraminifera constitute a major portion of the benthic biomass. Thus, foraminiferal biomass provides a record of the nutrient flux and, ultimately, of sea surface productivity. The same holds true for distinct species assemblages, where *Uvigerina* sp. and *Globobulimina* sp. are characteristic of high nutrient fluxes. The distribution pattern of different species is based on characteristic habitat preferences. In contrast to many uvigerinids, *Cibicides wuellerstorfi* is representative of a purely epibenthic lifestyle. The $\delta^{13}\text{C}$ record of benthic Foraminifera reflects two major signals. Whereas the global record of deep-water ventilation dominates the epibenthic test composition, the record of ocean productivity prevails in the $\delta^{13}\text{C}$ of endobenthic forms. The question of how to isolate the two factors in the endobenthic record quantitatively has for the most part remained unsolved.

Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community

Gerhard Graf

Institut für Meereskunde, Düsternbrooker Weg 20, 2300 Kiel, FRG

ABSTRACT SEASONAL productivity in shallow waters elicits a seasonal pattern of activity in the benthic community¹. This implies a very rapid response to fluctuations in the food supply to the benthos. Although there is a seasonal component to oxygen consumption on the deep-sea floor² and a rapid response of epibenthic foraminifera³ and other microorganisms to influx of phytodetritus⁴, the timescale of the response of organisms that inhabit the sediment itself has not been established. Here I present evidence that the response by a deep-sea benthic community to a pulse of natural organic matter occurs within days. In terms of activity and biomass, this rapid response was evident to a sediment depth of 9 cm.

Group Report

Transformation of Seafloor-arriving Fluxes into the Sedimentary Record

P.A. Jumars, Rapporteur
A.V. Altenbach
G.J. De Lange
S.R. Emerson
B.T. Hargrave
P.J. Müller

F.G. Prahl
C.E. Reimers
T. Steiger
E. Suess

INTRODUCTION

Seafloor processes control the transfer of biogenous detritus into the sediment by burial or into the overlying water by nutrient reflux and resuspension. Either transfer is in part biologically mediated and can involve complex interactions among micro-, meio-, and macrofauna. Recent reports show that phytodetritus that reaches the seafloor hosts vigorous bacterial and protozoan activity (Lochte and Turley 1988; Gooday 1988), so initial breakdown may be surprisingly rapid and direct. This finding at first seems to contradict observations on microbes attached to sinking particles intercepted in the water column (Karl et al. 1988; Cho and Azam 1988). These latter authors showed that biomass as well as microbial activity on sinking particles diminishes with increasing water depth. How then is it possible that the microbial population attached to particles recovered from the seafloor is so unusually active? Could it be that only after the phytodetritus reaches the seafloor is it populated by specialized, barophilic heterotrophs that would metabolize the most labile material first (Deming and Colwell 1985; Suess 1988)? The most labile material arriving on the bottom comes in the form of rapidly sinking particles, whose residence time in the water column is short and exposes attached organisms to rapidly increasing pressure. Clearly, the mechanism of turnover of incoming flux at the seafloor is not merely an extension of that in the water column: the biological species that mediate that turnover are different from those in the water column; a suite of oxidants rarely used in organic matter degradation in the water column often comes into play at the seafloor; solute transport

Group Report; P.A. Jumars et al.

is dominated by molecular diffusion and animal pumping from the sediment-water interface downward; and, unlike the case in the water column, virtually all benthic bacteria live attached to particles.

Our specific focus thus was to understand (well enough to identify and evaluate indicators of past surface-water productivities and bottom-arriving fluxes) transformation into the sedimentary record of the flux of matter arriving at the bottom. As addressed by Groups 1 and 2 (see Williams et al. and Bruland et al., both this volume), there is no simple proportionality between surface production and the bottom-arriving flux. New production arriving at the bottom below 1000 m water depth is significant in the carbon cycle because even the major fraction that is oxidized to CO₂ is kept out of contact with the atmosphere by circulation patterns for roughly 10³ yr. We emphasize that there are differences in benthic processes between continental margins and "open-ocean," depositional environments. The former contain the bulk of buried organic carbon and are sites of injection from the benthos of remineralized and resuspended material into midwater circulation systems (Romankevich 1984; Jahnke and Jackson 1987). Open-ocean sediments appear stratigraphically and diagenetically less complicated, however, and may thus allow easier reconstruction of the paleoenvironment.

We selected a limited goal, avoiding in general environments of turbidite and slump deposition, contourites and reworked facies that produce records difficult or impossible to interpret in terms of paleoproductivity. Thus for the most part we do not treat deep-sea regions of episodic erosion, although they may be quite widespread (Hollister et al. 1984). We also made no attempt to include in our goal estimates of past contributions to seafloor food supplies from chemolithoautotrophy at hydrothermal or cold-seep sites, except insofar as this chemoautotrophic signal might be confused with the rain of material from the surface ocean. Chemolithotrophic production and its effect on the sedimentary record is just emerging as a field of research.

Lebendbeobachtungen und Untersuchungen
des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen
aus dem Europäischen Nordmeer

P. Linke

ABSTRACT

Adenosine nucleotide levels and metabolic activity of benthic foraminifera were determined by Electron Transport System (ETS) activity and heat production measurements. Combined with life observations two survival strategies of benthic foraminifera living in deep-sea sediments of the Norwegian-Greenland Sea could be distinguished. These strategies and special environmental conditions seem to favor benthic foraminifera both in abundance and biomass over the multicellular meio- and macrofauna. Measurements of organic carbon and ATP revealed that the inner volume of the foraminiferal test is not always entirely filled with plasma, and that a large fluctuation in values is seen between individuals. Benthic foraminifera are apparently capable of metabolising their own protoplasm in times of starvation, i.e. the plasma content of the test is influenced by nutritional status. ATP measurements reflect these physiological fluctuations in body weight, indicating that ATP content is only a measure of the metabolically active protoplasm. The immediate response of benthic foraminifera to several sedimentation events encountered on the Vøring Plateau and in the East Greenland Current could be followed by measurements of their energy metabolism. A simulated sedimentation event on board the ship showed an immediate increase in ETS activity and ATP content of the foraminifera. During the experiment the AMP content of Cribrostomoides subglobosum showed extremely high values, which explains the very high C:ATP ratios seen in starved animals. A distinct decrease in AMP is a sign of a physiological "awakening" reaction, which is seen as a meaningful adaptation to life in the deep-sea.

Struktur und Bioturbation des Makrobenthos
auf dem Vöring-Plateau (Norwegische See)

Marina-Beatrice Romero-Wetzel

Abstract

On the Vöring-Plateau and on a transect to the island Jan Mayen 43 stations in 641 to 3293 m water depth were sampled. The investigation was focused on the distribution and bioturbation of macrofauna-organisms.

101 species were found, the group of polychaetes was dominating followed by the crustaceans. With increasing water depth the number of species declined, and in some families of polychaetes species on the plateau were replaced by other species of the same genus in the deep sea. All infauna-organisms with exception of enteropneusts and echiurids were very small, on the other hand most epifauna-organisms could be stamped as megafauna.

The abundance corresponds with the densities in oligotrophic deep sea regions in much greater water depths in the Atlantic. Abundance (440-517 I/m²) and biomass (1,2-1,8 g wet weight/m²) did not decrease from shelf to the plateau but from the plateau to the deep sea, where only 243 I/m² and 0,38 g/m² were found. Comparing two slopes in different distances to coast a decrease of abundance and biomass with increasing distance was not confirmed in this region.

The geographical distribution of different ecological and trophic groups is corresponding with the topography, and again the vertical distribution in sediment is combined with the predominating ecological group. At slopes and rises tube-dwellers feeding at the sediment surface or as filter feeders are dominating; here more than 90 % of the infauna are concentrated in the upper 2 cm of sediment, at most in the upper 5 cm. On the plateau and at the bottom of slopes, where deposit feeders are dominating, the whole infauna lives deeper and distribution reaches down

to 10 cm sediment depth or more. Different horizontal floors were distinguished, which were inhabited by different taxa. Molluscs and crustaceans live in the upper sediment layers down to 4 cm, whereas some polychaetes, the echiurids, sipunculans and enteropneusts belong to the very deep digging infauna. Combined with the vertical distribution of infauna the sediment showed a three-layer stratigraphy. The strongly mixed layer reached down to 10 cm sediment depth. A very intensive bioturbation was observed down to 6 cm produced by different groups of polychaetes and by the sipunculans. The layers between 6 and 10 cm were mixed mainly by the enteropneusts. These mixed layers were followed by a transition layer down to about 17 cm depth and below by a grey historical layer. Several described fossil ichnogeni were exposed in the recent sediments as Trichichnus produced by Golfingia Nephasoma spec., Glockereria produced by Stereobalanus canadensis and the ichnogeni Desmograpton and Paleodictyon.

BRANCHED BURROW-SYSTEMS OF THE ENTEROPNEUST *STEREOBALANUS CANADENSIS* (SPENGEL) IN DEEP-SEA SEDIMENTS OF THE VÖRING-PLATEAU, NORWEGIAN SEA

MARINA B. ROMERO-WETZEL

SARSIA



ROMERO-WETZEL, MARINA B. 1989 06 27. Branched burrow-systems of the enteropneust *Stereobalanus canadensis* (SPENGEL) in deep-sea sediments of the Vöring-Plateau, Norwegian Sea. - *Sarsia* 74:85-89, Bergen. ISSN 0036-4827.

In summer 1986 *Stereobalanus canadensis*, until now only known from the coast of Maine, was found on the Vöring-Plateau in depths of 1252 to 1426 m. This is the first record of this species from the Norwegian Sea and from the deep-sea. *Stereobalanus canadensis* lives in very extensive, branched burrow systems down to 10 cm sediment depth. The 'Lebensspuren' are described and the possible effects on the sediment are discussed.

Marina B. Romero-Wetzel, Sonderforschungsbereich 313 der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel, Federal Republic of Germany.

INTRODUCTION

Very little is known about enteropneusts from the deep-sea. Most species are limited to the intertidal or shallow areas (HYMAN 1959). Until now only two species have been described from great water depths, *Glandiceps abyssicola* SPENGEL, 1893, discovered during the 'Challenger' Expedition 1873 in the Atlantic off Africa in 4500 m depth, and *Saxipendium coronatum* WOODWICK & SENSENBAUGH, 1985, described from the hydrothermal vent system of the Galapagos Rift area in 2478 m depth (WOODWICK & SENSENBAUGH 1985). Some authors have noted unidentified acorn worms in samples (JUMARS 1976) or in photographs of the deep-sea sediment surface (THIEL 1979). Numerous deep-sea photographs show coils of feces, which are said to be egested by enteropneusts (HOLLISTER & al. 1975).

During cruises of 'Sonderforschungsbereich 313 of Kiel University' in summer 1986 enteropneusts of the species *Stereobalanus canadensis* (SPENGEL, 1893) were discovered in depths of 1252 to 1426 m on the Vöring-Plateau, Norwegian Sea. *Stereobalanus canadensis*, first called *Balanoglossus canadensis* by SPENGEL (1893), later renamed (SPENGEL 1901), belongs to the family Harrimaniidae, as do most enteropneusts from cold waters. The genus *Saccoglossus* SCHIMKEVITCH is well-investigated, but nothing is known about the ecology and biology of *Stereobalanus canadensis*. Until now this species was solely described from Cape Breton, Nova Scotia, (SPENGEL 1893) and from intertidal waters of the coast of Maine (REINHARD 1942) and only the anatomy was investigated. The goal of this study was to recognize whether this species lives in well-defined burrow-systems as do other enteropneusts in shal-

low waters (HYMAN 1959), to sketch the burrow-system, and to estimate the bioturbative effects of this species.

MATERIAL AND METHODS

During the cruises 'Poseidon 128' (25 May-8 June 1986) and 'Meteor 2' (19 June-16 July 1986; GERLACH & al. 1986) one box core covering an area of 50 x 50 cm was taken at 21 stations in depths of 970 to 3300 m.

Upon retrieval of each box core, the sediment was inspected. Tracks, furrows, piles, openings, and other surface markings of apparently biogenic origin were sketched and photographed. Afterwards, the sediment, consisting of silty clay, was removed carefully in horizontal layers. The course of large burrows, with diameters of several millimetres, was followed and whole burrow-systems were exposed. The diameters of burrows originating from the enteropneusts and the depth of penetration were measured with a ruler and the construction of the whole system was sketched to scale and photographed. On the basis of these sketches and photos, the diameter of the burrows, and the area of the horizontal burrows, measured with a planimeter, the volume of the whole burrow-system was calculated. The removed sediment was washed carefully in suspension through a sieve (0.5 mm mesh size).

Enteropneusts directly found in their burrows were measured with a ruler, still lying in their burrows, so the individuals did not contract before measurement. Afterwards they were handled carefully and put into plexi aquaria, 20 cm long and with a diameter of 12 cm, serving as aquaria and filled up to 15 cm with unmixed sediment from the same area. These small aquaria were placed in one big glass aquarium with a collective, more stable water volume. The overlying water was deep-sea water from the same region. It was very difficult to resettle the extremely fragile animals without any damage, and only three specimens had burrowed into the sediment after some hours. Also these animals died within three days. For identification, animals were preserved in 4 % buffered formalin.

Bakterien und Meiofauna in Gangsystemen der Makrofauna

Thomsen, L.

5. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Untersuchung wurden Biomasse und Größenklassen von Bakterien, Foraminiferen und Nematoden in Gangsystemen des in der Nordsee vorkommenden *Echiurus echiurus* bestimmt.

Die Aufarbeitung der Bakterien und Meiofauna wurde jeweils an derselben Sedimentprobe von 0.25 bis 0.5 cm³ durchgeführt, wobei

1. die Bakterien und Nematoden mit Acridine-Orange, die Nematoden zusätzlich mit Bengalrot angefärbt, und unter dem Fluoreszenzmikroskop ausgezählt und vermessen wurden.
2. die Identifizierung der Nematoden durch die unter Grünanregung auftretende starke Eigenfluoreszenz des Bengalrotfarbstoffes erleichtert wurde.
3. die Foraminiferenfauna mit Bengalrot angefärbt, mit einer neuentwickelten, an Schlicksandsedimenten erfolgreich durchführbaren Dichtentrennungsmethode mit Calciumbromid(Dichte 1.6)angereichert wurde.

Die Vermessung der zu untersuchenden Einzelzellen bzw. -individuen einer Probe erfolgte mit einer neuentwickelten halbautomatischen Bildverarbeitungsanlage für ATARI ST Computer. Der Computer berechnete Länge, Breite, Volumen, org.-C. und Länge zu Breite Verhältnis der einzelnen Bakterien, Nematoden und Foraminiferen und führte die statistische Auswertung des so erzeugten umfangreichen Datensatzes aus. Die Vermessung und statistische Auswertung von 100 Bakterien, 80 Foraminiferen und Nematoden einer Probe dauert ca. 3.5 Stunden

Sowohl das in situ beprobte Gangsystem als auch die Ergebnisse aus den Laborexperimenten bestätigen, daß innerhalb des Gangsystems von *Echiurus* eine Veränderung der Populationsstruktur und Biomasse von Bakterien, Foraminiferen und Nematoden stattfindet.

- Die Gesamtbiomasse von Bakterien, Foraminiferen und Nematoden ist innerhalb eines von *Echiurus* bewohnten Ganges 1.5 bis 2.5mal höher als im umgebenden Sediment. Die Biomasseverhältnisse von Bakterien zu untersuchter Meiofauna liegen im Gang mit Werten von 1.4 :1 bis 5.5 :1 deutlich über denen des umgebenden Sedimentes. mit 1.1 -3.2:1

-Ein unbewohntes Gangsystem (ohne *Echiurus*) von *Echiurus* zeigt bei günstiger Sauerstoffversorgung und Nahrungszufuhr o.g. Tendenzen, während ein unbewohntes Gangsystem bei günstiger Sauerstoffversorgung und gestoppter Nahrungszufuhr aus der Wassersäule keine Änderung in der Populationsstruktur aufweist.

-Die Anwesenheit von *Echiurus* im Gangsystem liefert auch bei gestoppter Nahrungszufuhr aus der Wassersäule die Voraussetzung zur 1.5-2fachen Erhöhung der Biomasse der Bakterien, Foraminiferen und Nematoden. Eine Beeinflussung des Sedimentkörpers außerhalb des Ganges läßt sich nur im direkt angrenzenden Sediment in geringem Maße nachweisen, wobei es zu keiner signifikanten Veränderung der Größenverhältnisse der Bakterien, Foraminiferen und Nematoden kommt.

-Im Gangsystem von *Echiurus* findet eine Verschiebung der Größenklassen zu größeren Bakterien hin statt, wobei der Anteil der Kleinstbakterien ($0.85 \cdot 10^5$ ng C.org/Ind.) an der Gesamtbiomasse der Bakterien auf 20 % zurückgeht, während Bakterien mit einer Individualmasse über $1.8 \cdot 10^5$ ng C.org/Ind. 50% der Gesamtbiomasse stellen.

-Im Gangsystem von *Echiurus* dominieren kleinwüchsige Foraminiferen (im Mittel 2.5nl/Ind.) und Nematoden (im Mittel 0.05nl/Ind.)

-Ergebnisse aus einem Laborexperiment deuten an, daß *Echiurus* möglicherweise die im Gang befindlichen Nematoden selektiv wegfrisst.

- Die veränderten Populationsstrukturen deuten einen "Gardening Verhalten" von *Echiurus* an, die im gesamten Gangsystem bestehende Produktion von Bakterien und Meiofauna deckt indes nur zu etwa 20 % den Nahrungsbedarf von *Echiurus* bei Nichteinbeziehung bakterieller Exudate.

- Die Tatsache, daß Benthosforaminiferen in Gangsysteme von *Echiurus* migrieren stellt die Palaeoceanographie bei der Untersuchung und Interpretation bioturbierter Sedimentkörper vor neue Schwierigkeiten, sollten sich bei untersuchten Gangsystemen von *Echiurus* in der Tiefsee ähnliche Ergebnisse einstellen.

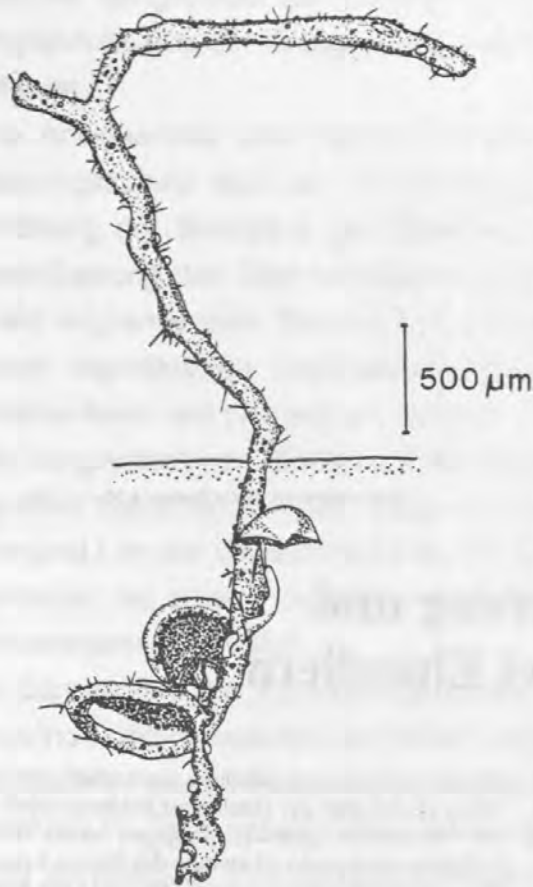
Alexander V. Altenbach

Natur und Museum, 120 (1), Frankfurt a. M., 1. 1. 1990

Konstruktive Optimierung und Werkzeuggebrauch bei Einzellern

Der Gebrauch von Werkzeugen wird zumeist als intellektuelle Leistung betrachtet, ähnlich dem Gebrauch einer Sprache oder der planvollen Abfolge von Handlungen, die erst in ihrer Gesamtheit zum Ziel führen. Daß Menschenaffen Stöcke gebrauchen, um nach Futter zu angeln oder Vögel mit abgebrochenen Dornen tief in der

Rinde verborgenen Maden nachstellen, wird rasch als Zeichen der Intelligenz hochentwickelter Wirbeltiere gedeutet. Dagegen haftet der brillanten technischen Leistung der Bienen beim Bau und der Klimatisierung des Stockes oder den nicht minder zweckvollen Konstruktionen filtrierender Meeresbewohner (GRASSHOFF 1987) die



1. Gehäuse der sandschaligen Foraminifere *Saccorhiza ramosa*. Am hakenförmigen Gehäuseteil über der Sedimentoberfläche werden die Pseudopodien verspannt, um vorbeiströmende Partikel aus dem Wasser zu fangen. Der spiralig gedrehte Gehäuseteil im Sediment gibt die nötige statische Festigkeit. Die in das Gehäuse fest eingebauten Bruchstücke von kalkschaligen Foraminiferen wirken wie Felsanker (nach ALTENBACH et al. 1988).

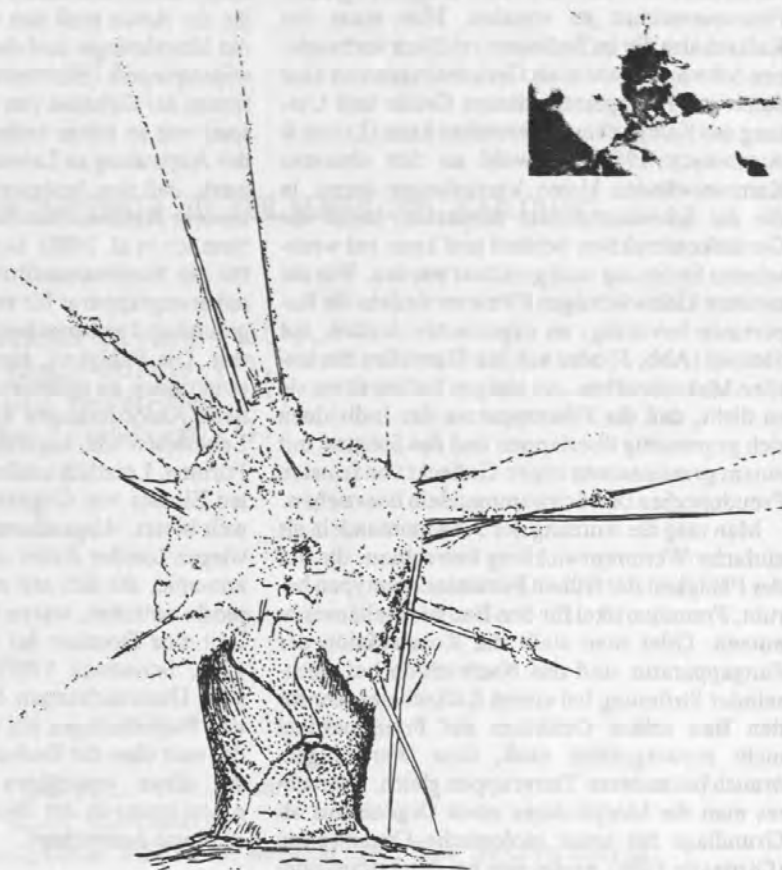
vom Instinkt geleitete Tätigkeit an; stets vom menschlichen Standpunkt betrachtet ein scheinbarer Makel.

Bei kaum einer Tiergruppe kann man in dieser Richtung den frühen Entwicklungen so gut nachgehen wie bei den Foraminiferen. Es sind marine, amöbenartige Einzeller, die ihren ungeschützten Plasmakörper mit einem Gehäuse aus organischem Material, verkitteten Sedimentpartikeln (Sandschaler) oder sekretiertem Kalk (Kalkschaler) umgeben. Solche Gehäuse sind be-

reits seit dem Kambrium überliefert, und anhand des Materials, der Bauform und der Details der Gehäuse wurden bis heute mehr als 30000 Arten beschrieben. Von einzelnen Arten ist bekannt, daß sie ihr Gehäuse zeitweise verlassen oder leere Gehäuse anderer Arten besiedeln (MARSZALAK 1969, GOODAY & HAYNES 1983); dennoch werden immer die für die Art spezifischen Gehäuseformen aufgebaut. Die Morphologie dieser mit dem Plasmakörper nicht fest verbundenen Konstrukte steht bei vielen Arten im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise und dem Habitat (LIPPS 1983), wie sich an einigen Beispielen verdeutlichen läßt.

Die röhrenförmige Sandschale von *Saccorhiza ramosa* ragt aufrecht aus dem Sediment; der verborgene Teil ist schraubenartig gewunden und verleiht dem Gehäuse den notwendigen Halt (Abb. 1). Oft sind grobe Partikel aus dem Sediment fest in die Sandröhre eingebaut und geben zusätzliche statische Festigkeit. Über dem Sediment spannen die haken- oder T-förmigen Bögen den Träger für das zur Filtrierung ausgestreckte Netz der fein verzweigten Plasmafäden, den Pseudopodien. Dieser Filterapparat ragt in das Geschwindigkeitsprofil der Bodenströmung und wird mit zunehmender Höhe immer effektiver. Mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit und Turbulenz steigt aber auch die Beanspruchung der tragenden Konstruktion. Dabei steigt der Filterdurchsatz nicht gleichförmig mit der Zunahme von Wirbeln und Turbulenzen. Besonders im Übergangsbereich von der bodennahen Laminarströmung in die Turbulenzzone wachsen solche Belastungen besonders stark, ohne daß die Anzahl der vorbeiströmenden Partikel sich ebenso deutlich erhöht. Der Foraminifere stellt sich damit ein technisches Optimierungsproblem: Die Zone mit möglichst hohem Futterdurchsatz bei möglichst geringer Scherbeanspruchung muß gefunden werden. Und tatsächlich konnte nachgewiesen werden, daß die in über 4000 m Wassertiefe aufgefundenen Gehäuse an die herrschenden Strömungsbedingungen optimal angepaßt sind (ALTENBACH et al. 1988). In etwa 2 mm Höhe über dem Sediment, knapp unter dem Übergangsbereich in die Turbulenzzone erzielen die Saccorhizen möglichst hohe Filterdurchsätze, ohne in die nur den Bruchteil eines Millimeters höher gelegene Zone zu gelangen, in der sich die Zunahme an belastenden Wirbeln im Verhältnis zur Strömungszunahme am ungünstigsten auswirkt.

2. Auf einem Hydro-
idstengel aufgewachse-
ne *Rupertina stabilis*.
Das dichte Gerüst aus
Schwammnadeln ist
mit feinen Pseudopo-
dien eng umgeben.
Gehäusegröße 0,9 mm.
– Foto: Dr. P. LINKE;
Zeichnung: nach LUT-
ZE & ALTENBACH 1988.



Lebensräume mit möglichst gleichförmigen Strömungsbedingungen begünstigen die Entwicklung solcher optimierten Anpassungen. Relativ schwache bodennahe Strömungen und ein eingeschränktes Futterangebot zeichnen aber nicht nur die Tiefsee aus. In den Flachwassergebieten der Antarktis herrschen vergleichbare Bedingungen, und dort bauen andere Arten Gehäuse nach ähnlichem Konstruktionsmuster. Bei der bäumchenförmigen *Notodendrodes antarctikos* ist das Gehäuse aber wesentlich stärker verästelt als bei *S. ramosa*. Diese Foraminifere überbrückt die lange Hungerperiode der Polarwinter durch direkte Aufnahme von gelösten organischen Verbindungen, die in den obersten Sedimentschichten höchste Konzentrationen erreichen (DELACA et al. 1981). Der sich immer feiner verzweigenden, wurzelähnlichen Gehäusekonstruktion kommt dabei die Schlüsselrolle zu, da dieses Bauprinzip das Verhältnis von Volumen zu

Oberfläche optimiert und die Aufnahmekapazität des Zellkörpers verbessert.

Durchgehend höhere Strömungen und Turbulenzen sind kennzeichnend für den Lebensraum der kalkschaligen Benthos-Foraminifere *Rupertina stabilis*. Sie siedelt im Atlantik in etwa 600–900 m Wassertiefe gemeinsam mit großwüchsigen Filtrierern wie Schwämmen, Korallen und spezialisierten Polychaeten und Crustaceen. Diese Siedlungsgemeinschaft nutzt am norwegischen Kontinentalhang die hohe Partikelkonzentration in den stets wechselnden Wirbeln und Turbulenzen, die allen Feinkornanteil aus dem Sediment holen, organische Partikel kaum absetzen und nur ein grobes Restsediment zurücklassen. Mit einer Fußplatte fest verankert, wachsen die einzelnen Kammern in einer steilen Spirale aufwärts (Abb. 2). Diese Bauform bringt die Mündung des Gehäuses, aus der das Plasma austritt, in die Strömung über dem Substrat. Es fehlt aber ein

tragendes Gerüst, in dem sich die Pseudopodien verspannen können, um einen möglichst großen Filterquerschnitt zu erzielen. Hier nutzt der Kalkschaler die im Sediment reichlich vorhandenen Schwammnadeln als Gerüststangen und baut damit ein Filtergestell, dessen Größe und Umfang das Kalkgehäuse übertreffen kann (LUTZE & ALTENBACH 1988). Obwohl an den obersten Kammerwänden kleine Vertiefungen sitzen, in die die Schwammnadeln einpassen, bleibt die Gerüstkonstruktion flexibel und kann bei wechselnder Strömung nachgerichtet werden. Wie die meisten kleinwüchsigen Filtrierer siedeln die Rupertinen bevorzugt an exponierten Stellen, auf Steinen (Abb. 3) oder auf den Hartteilen des sessilen Makrobenthos. An einigen Stellen sitzen sie so dicht, daß die Filterapparate der Individuen sich gegenseitig überlappen und das Substrat mit einem gemeinsamen engen Geflecht von feinsten Pseudopodien und Schwammnadeln überziehen.

Man mag die Nutzung der Schwammnadeln als einfache Weiterentwicklung betrachten, die auf der Fähigkeit der frühen Foraminiferentypen beruht, Fremdpartikel für den Bau des Gehäuses zu nutzen. Oder man stellt die Konstruktion der Fangapparatur und das Nachrichten bei wechselnder Strömung bei einem Kalkschaler, der für den Bau seines Gehäuses auf Fremdpartikel nicht zurückgreifen muß, dem Werkzeuggebrauch bei anderen Tiergruppen gleich. Betrachtet man die Morphologie eines Organismus als Grundlage für seine biologische Organisation (GUTMANN 1986), ergibt sich bei den Foraminiferen ein verblüffender Schluß: Ihre morphologische Fixierung beruht alleine auf dem Konstruk-

tionsprinzip des vom amorphen Plasmakörper aufgebauten Gehäuses. Die Biologie und Ökologie der Arten muß sich dann in hohem Maße in der Morphologie und dem Feinbau der Gehäuse widerspiegeln (HOTTINGER 1981). Die Konstruktionen der Gehäuse von *S. ramosa* geben ein Beispiel von so hoher technischer Optimierung bei der Anpassung an Lebensraum und Nahrungserwerb, daß ihre Interpretation in Grenzbereiche unserer Kenntnis der Strömungslehre führt (ALTENBACH et al. 1988). Bei *N. antarctikos* wird der für die Suspensionsfiltrierung notwendige Verankerungsapparat für zusätzliche Aufgaben eingesetzt und entsprechend abgeändert und erweitert. Die Fähigkeit, eigene organismische Konstruktionen zu optimieren, abzuwandeln und an neue Anforderungen anzupassen, zeichnet alle Lebewesen aus, angefangen bei den einfachsten Formen. Letztlich schließt dies auch den planvollen Einsatz von Gegenständen ein, die die Umwelt bietet. Abgesichert durch das weite Überwiegen fossiler Arten und einer komplexen Taxonomie, die sich seit einem Menschenalter explosiv entfaltet, waren die Foraminiferen lange Zeit eine Domäne der Paläontologen (GOODAY 1986, SCHRÖDER 1989). Funktionsmorphologische Untersuchungen öffnen hier für Biologen und Paläobiologen ein vielversprechendes Feld, das weit über die Bedeutung hinausführen kann, die diese einzelligen Gehäusekonstrukteure schon heute in der Biostratigraphie und Paläoökologie auszeichnen.

Danksagung

Mein Dank gilt den Sedimentologen und Biologen des Sonderforschungsbereiches 313 in Kiel, die die aktuopaläontologischen Untersuchungen an den Benthos-Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres in enger interdisziplinärer Zusammenarbeit fördern und mittragen. Die Arbeiten des SFB 313 werden durch die Förderung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Dies ist Pub. 89 des SFB 313.

3. Von *Rupertina stabilis* dicht besiedelter Stein vom norwegischen Kontinentalhang. – Foto: Dr. P. LINKE.



Verfasser: Dr. A. V. ALTENBACH, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Olshausenstr. 40, D-2300 Kiel 1.

International Symposium on
the Ecology of the North Sea.
Texel, The Netherlands.
15-21 May 1988.

ROLE OF BACTERIA IN THE NORTH SEA ECOSYSTEM

Gilles Billen (*)⁽¹⁾,
Claude Joiris ⁽¹⁾,
Lutz Meyer-Reil ⁽²⁾,
Han Lindeboom ⁽³⁾.

⁽¹⁾ University of Brussels (Belgium).

⁽²⁾ University of Kiel (Germany).

⁽³⁾ Netherland Institute for Sea Research (The Netherlands).

(*) Research associate of the Fonds National Belge de la Recherche Scientifique.

SUMMARY.

Since about 15 years methods available to assess the role of bacteria in organic matter cycling of aquatic ecosystems have been considerably improved. Their application to the North Sea deeply modified the vision of the ecological structure of this ecosystem which prevailed in the early seventies, as summarized e.g. by Steele (1974).

A critical examination of the methodology utilized for measuring standing stock and activities of bacteria in the water column and the sediments of the North Sea is presented and the results of these measurements summarized.

Measurements of planktonic bacterial biomass show important seasonal and geographical variations related, with a delay of about 10 days, to phytoplanktonic development. Assessment of the standing stock and turnover rate of high molecular weight dissolved organic matter and monomeric substrates provides data consistent with the view that extracellular enzymatic hydrolysis of polymers is limiting the rate of organic matter utilization, while uptake of direct substrates is rapid and maintains their concentration at a near constant level. The flux of organic matter flowing through the planktonic bacterial compartment is evaluated to about $110 \text{ gC/m}^2.\text{yr}$ in the coastal continental zone, i.e. 57 % of net primary production. Bacterial production rates show a growth yield in the range 0.1 to 0.4. In the Central North Sea data are lacking to allow accurate estimation of planktonic bacterial activity on an annual basis. The available information suggests that a lower percentage of primary production is used by bacteria there.

Data available concerning bacterial biomass and activity in the benthos are still less numerous than for the planktonic phase. A crude estimation of the flux of organic matter sedimentation based on sediment traps measurements on the one hand, and of organic matter utilization rates by benthic organisms (including both bacteria and meiofauna) derived from oxidant or nutrient budgets on the other hand, yield values in the range $50\text{--}100 \text{ gC/m}^2.\text{yr}$ in the continental coastal zone and only about $10\text{--}40 \text{ gC/m}^2.\text{yr}$ in the Central North Sea.

The authors stress the paucity of data available concerning bacterial activity in the benthic phase and in the Central and Northern North Sea.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität

zu Kiel

vorgelegt von

Thomas Heeger

Kiel 1990

5. Zusammenfassung

Diese Arbeit wurde im Rahmen des Sonderforschungsbereich 313 Teilprojekt A3 angefertigt und beschäftigt sich mit der Ernährungsbiologie von benthischen Foraminiferen und ihrer Bedeutung für das Nahrungsnetz. Dazu wurden aus 5 unterschiedlichen Biotopen insgesamt 16 Foraminiferenarten isoliert und elektronenmikroskopisch bearbeitet.

Das Cytoplasma der untersuchten Foraminiferen ist durch die Heterogenität der Nahrungsmaterialien komplex strukturiert. Das Größenspektrum der identifizierbaren Nahrungspartikel reicht von silikatischen Resten unter $1\mu\text{m}$ bis zu $25\mu\text{m}$ großen, intakten Diatomeenketten. Der Hauptteil der Nahrungsvakuoleninhalte setzt sich aus pennaten und zentrischen Diatomeen, thecaten Dinoflagellaten, coccalen Algen, Bakterien und silikatischen Aggregaten zusammen.

Das Plasma in den einzelnen Kammern ist auf bestimmte Stoffwechselleistungen spezialisiert. In jungen stark vakuolisierten Kammerbereichen werden die Nahrungspartikel nicht selektiv phagocytiert. Die Verdauung findet bis in mittlere Kammern statt, die durch konzentriertes Plasma mit vielen Mitochondrien, endoplasmatischem Retikulum und Golgi-Apparaten gekennzeichnet sind. Reservestoffe werden in älteren Zellbereichen gespeichert.

Die Ausnutzung und Verweildauer der Nahrungsvakuolen im Cytoplasma sinkt mit steigendem Nahrungsangebot. Schwer abbaubare silikatische Reste und Wandmaterialien werden bei günstigen Nahrungsbedingungen rasch über die Apertur abgegeben. Es werden keine unverdaulichen Produkte im Plasma eingelagert.

Die Foraminiferen zeigen spezielle Adaptionen zur Optimierung des Nahrungserwerbes. *Rupertina stabilis* setzt Schwammnadeln und *Miliolinella vigilax* eine agglutinierte Röhre zur Nutzung lateraler Partikeltransporte ein. *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Cibicides sp.* und *Discanomalina sp.* verkitten die Gehäuse auf den Borsten eines erranten Polychaeten und nutzen die resuspendierten Partikel durch dessen Wühltätigkeit. So erhalten epibenthische Foraminiferen verglichen mit endobenthischen Arten Zugriff auf Nahrungspartikel in weniger abgebautem Zustand.

In einem an Bord durchgeführten Hälterungsexperiment reagieren alle untersuchten Foraminiferen auf den simulierten Sedimentationseintrag. Endobenthische Foraminiferen verlassen mit geringer Zeitverzögerung ihr Habitat

und kommen zur Nahrungsaufnahme an die Sedimentoberfläche. Nach 3 Tagen sind Muskelfilamente und Kollagenfasern von Futterorganismen in den Nahrungsvakuolen zu finden. Nach 10 Tagen zeigen sich die für Copepodennahrung typischen Kristalle (Lithosomen). Die ungefütterten Foraminiferen der Kontrolle unterscheiden sich zu keinem Zeitpunkt ultrastrukturell von den Foraminiferen aus dem Biotop am Tag der Probennahme.

Die Magen- und Darmuntersuchungen der Makrofauna zeigen, daß Ophiuriden, Asteroiden und Crinoiden die Foraminiferen nicht selektiv aufnehmen. Die Sipunculiden (*Nephasoma* sp.) zeigen durch die dreifache Anzahl an plasmagefüllten benthischen Foraminiferen in ihrem Darm ein selektives Ernährungsverhalten. Von insgesamt 22 untersuchten Makrofauna-Arten haben 14 keine Foraminiferen aufgenommen.

Im Plasma junger Kammerbereiche von *Pyrgo murrhina* finden sich ein grampositiver und zwei gramnegative Bakterientypen. Die vergrößerten Genome der Bakterienzellen weisen auf eine symbiontische Tätigkeit hin.

Bei Individuen von *Elphidium excavatum clavatum* sind virenähnliche Partikel im Plasma. Sie kommen einzeln an Zellkompartimenten und in mikrokristalliner Anordnung vor. Die Partikel gleichen morphologisch den Iridoviren. Die virusinfizierten Foraminiferen zeigen stärker vakuolisiertes Plasma und eine reduzierte Anzahl an Lipidvesikeln, verglichen mit nicht infizierten Foraminiferen.

Das Cytoplasma von *Elphidium excavatum clavatum* sind isolierte Chloroplasten. Sie befinden sich nicht in Digestionsvakuolen und zeigen keine Abbaustadien. Das Fehlen von Nahrungsvakuolen verweist auf die Nutzung von Assimilaten durch die Foraminiferen.

Die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen zeigen, daß die Foraminiferen

- ein breites Nahrungsspektrum auch auf niedriger trophischer Ebene nutzen
- den Nahrungserwerb durch spezielle Adaptionen optimieren
- und ihren Stoffwechsel an saisonale Nahrungsschübe anpassen können.

Die Foraminiferen nehmen durch ihre weltweite Verbreitung, hohe Biomasse und vielfältigen morphologischen und physiologischen Fähigkeiten eine Schlüsselposition im benthischen Nahrungsnetz ein.

NINE NEW AND LESS KNOWN NEMATODE SPECIES

WITH DESCRIPTION OF A NEW GENUS NOJINEMA gen. n.

FROM THE DEEP-SEA BENTHOS OF THE NORWEGIAN SEA

Preben Jensen

Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen,

Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark

Contribution No. 111 from Sonderforschungsbereich 313 der
Universität Kiel, FRG

JENSEN, PREBEN 1991. Nine new and less known nematode species with description of Nojinema gen.n. from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. - Hydrobiologia XX:00-00.

Eight new and one less known nematode species are described from Vöring Plateau at 970m to 1426 m depth and adjacent deep-sea plain at 3062 m depth in the Norwegian Sea. Actinonema grafi sp. n., Desmodora pilosa Ditlevsen, 1926, Leptolaimus meyer-reili sp.n., Tarvaia haegeri sp. n., Diplopeltoides linkei sp. n., Diplopeltis bathmanni sp. n., Nojinema kleini gen. n. et sp. n., Pararaeolaimus rumohri sp. n. and Theristus altenbachii sp.n. Differential diagnoses to the eight new species are given and the systematic relationship of the new genus Nojinema with Southerniella Allgen, 1932 is discussed.

Actinonema grafi, Leptolaimus meyer-reili and Theristus altenbachii are frequently found on Vöring Plateau and belong to the most dominant species, whereas Desmodora pilosa and Pararaeolaimus rumohri have a more restricted distribution. The other species occur sporadically, in few numbers, and belong to seldomly reported nematode taxa.

Preben Jensen, Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark

RE-DISCOVERY OF CERIANTHUS VOGTI, DANIELSSEN, 1890.

A SMALL ANTHOZOAN INHABITING AN EXTENDED TUBE-SYSTEM

DEEPLY BURIED IN THE DEEP-SEA SEDIMENTS OF THE NORWEGIAN SEA

Preben Jensen

Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen,
Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør Denmark

Contribution No. 112 from Sonderforschungsbereich 313 der
Universität Kiel, FRG

JENSEN, PREBEN 1990 00 00. Re-discovery of Cerianthus vogti.

A small anthozoan inhabiting an extended tube-system deeply buried in the deep-sea sediments of the Norwegian Sea. - Sarsia XX:00-00. Bergen. ISSN 00-00.

Box core samples from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea at 1000-3300 m depth harbour often at outermost edges (sidewall and bottom) green-grey coloured, soft and collapsed tube-like structures, ca. 2 cm in diameter and sometimes 60 cm long. It has so far been a puzzle to identify these items. It is herein shown that they are tube-fragments of the anthozoan Cerianthus vogti Danielssen, 1890. Tube-fragments are found in sediment horizons deeper than 10 cm, always horizontally, some of them are branched and three specimens were found in such tube-fragments. Tubes reaching the sea floor have so far not been observed. It is calculated that C. vogti appears with 1 specimen per 2 m² bottom on Vöring Plateau and it inhabits an about 6 m long tube-system.

Cerianthus vogti was originally found in the deep-sea benthos of Vöring Plateau in 1876; its occurrence has since then not been reported from anywhere. It is the largest infaunal species with a wet weight of about 3 g. It is about 10 cm long, cylindrical with red-coloured tentacles. The well-developed tentacles indicate that it catches small planctonic organisms close to the sea floor. On the other hand, the very long and deeply buried tube-system could indicate that C. vogti supplies its food demand with carbon from CH₄-accumulation in the tube-system and mediated by chemoautotrophic symbionts.

Preben Jensen, Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen, Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark.

PREDATORY NEMATODES FROM THE DEEP-SEA BENTHOS
OF THE NORWEGIAN SEA

Preben Jensen

Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen,
Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark

ABSTRACT - The burrowing enteropneust Stereobalanus canadensis occurs in 8 - 24 ind. \times m⁻² in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. Highest numbers are correlated with dense burrow systems. The sediment surface is slightly raised as a mound above a dense burrow system, hence the term "an enteropneust's nest" is introduced. The mound-material probably originates from its burrows. Its burrowing activity down to 10 cm depth oxygenate deep sediment horizons and consequently the oxygenated sediment column below a dense burrow system reach deeper layers than elsewhere. Fecal pellets are deposited in huge lots in the burrows. Fecal pellets consist of damaged pelagic material and clay particles; bacterial numbers and hydrolytic activity in fecal pellets are higher than in adjacent sediments and no meiofauna organisms are found altogether indicating that the enteropneust supply its nutrition by coprophagy. No metazoans are found in the burrow wall and only slightly higher abundance of the small foraminifera Lagena sp. is evident. The depletion of metazoan fauna in the burrow wall is explained by the presence of toxic bromophenols. Homogenates of the enteropneust revealed the presence of four tribromophenols of which one was identified as 2, 4, 6 tribromophenol occurring in 0.5-7 μ g \times WW⁻¹. Sedimented planctonic organisms, e.g. thecae of tintinnids and coccolithospheres are present in high densities in the burrow wall. It is argued that these particles are transported from the sea floor adhering to the body slime of the enteropneust. S. canadensis is thus responsible for a considerable vertical transport of particles from deep sediment horizons to the sea floor and vice versa.

BODONEMATIDAE FAM.N. (NEMATODA, CHROMADORIDA)

ACCOMODATING BODONEMA VOSSI gen.n. et sp.n.

FROM THE DEEP-SEA BENTHOS OF THE NORWEGIAN SEA

Preben Jensen

Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen,
Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark

Contribution No. 114 from Sonderforschungsbereich 313
der Universität Kiel, FRG

JENSEN, PREBEN 1991 00 00. Bodonematidae fam.n.(Nematoda, Chromadorida) accomodating Bodonema vossi gen n. et sp.n. from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. - Sarsia XX:00-00. Bergen. ISSN 00-00.

The free-living nematode Bodonema vossi gen. n. et sp.n. is described based on adults and juveniles from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. B. vossi is unique by its differentiated pharynx into three regions consisting of: a tubular buccal cavity with sclerotized walls continuing into a long tubular portion with sclerotized walls and surrounded by a sheet of musculature, a mid-pharynx region with a series of bulbs each with sclerotized lumen, a posterior region without sclerotized lumen consisting of a narrow part and terminating with a pyriformed bulb. The combination of these pharyngeal regions and the ovaries being outstretched justify to establish a new family Bodonematidae fam. n. with Bodonema as the type genus. Bodonematidae is related to families of Leptolaimina (Chromadorida).

Preben Jensen, Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen, Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark.

Deep-Sea Research

BIOLOGICAL, CHEMICAL AND SEDIMENTOLOGICAL ASPECTS OF
BURROWING TRAITS OF THE DEEP-SEA ENTEROPNEUST
STEREOBALANUS CANADENSIS

P. Jensen

Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen,
Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark

R. Emrich, H. Goerke and K. Weber

Alfred-Wegener-Institut für Polar-und Meeresforschung,
Columbustrasse, D-2850 Bremerhaven, Federal Republic of
Germany

Contribution No. 110 from Sonderforschungsbereich 313
der Universität Kiel, FRG

JENSEN, PREBEN 1991. Predatory nematodes from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. - Cahiers de Biologie Marine XX: 00-00

All free-living nematodes with a predatory feeding habit found so far in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea at 1000-3300 m depth are summarized and compared with reports from elsewhere in the East Atlantic; i.e. from Angola Basin off South Africa to Barents Sea off Northern Norway. Metasphaerolaimus hamatus Goubault & Boucher, 1981, M. crassicauda Freudenhammer, 1975, Syringolaimus renaudae Goubault & Vincx, 1985 and Halichoanolaimus minor Ssaweljev, 1912 in the Norwegian Sea appear to have been dispersed together with fine sediment particles along deep-sea floor from S.E. Atlantic. The geographical distribution of remaining seven species in the Norwegian Sea can not be evaluated since two of them (Enoplus sp. and Mesacanthion sp.) are un-identifiable and the five other species proved to be new to science; these five species are described, i.e. Subsphaerolaimus brevicauda sp. n., Sphaerolaimus elegans sp. n., Parasphaerolaimus antiai sp. n., Metasphaerolaimus gerlachi sp. n. and Pomponema norwegicus sp. n. Three of the known species are redescribed, i.e. M. hamatus, M. crassicauda and H. minor. Ceratosphaerolaimus Fadeeva, 1983 is regarded synonymous with Metasphaerolaimus Goubault & Boucher, 1981.

Preben Jensen, Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen, Strandpromenaden 5, DK-3000 Helsingør, Denmark.

HYDROLYTIC ACTIVITY ASSOCIATED WITH

ORGANISMS AND BIOGENIC STRUCTURES

IN DEEP-SEA SEDIMENTS FROM THE NORWEGIAN-GREENLAND SEA

M. Köster, P. Jensen* and L.-A. Meyer-Reil

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel.

Marine Mikrobiologie

Düsternbrooker Weg 20

2300 Kiel 1

FRG

* Marinbiologisk Laboratorium Helsingør

Københavns Universitet

Strandpromenaden 5

3000 Helsingør

Denmark

Running title: Hydrolytic activity in sediments (of the

Norwegian-Greenland Sea)

ABSTRACT

The impact of organisms and their biogenic structures on the enzymatic decomposition of organic matter was investigated in deep-sea sediments from the Norwegian-Greenland Sea. Fluoresceindiacetate was used as a model substrate to follow activities of hydrolytic enzymes (esterases).

In sediments of the Vøring-Plateau (Norwegian Sea) enhanced levels of enzymatic activity were measured in connection with macrofauna organisms and their biogenic structures. Segments of the organisms revealed different levels of hydrolytic activity according to their physiological function. Sediments from stations located around the island of Jan Mayen (Greenland Sea) were characterized by a dense epifaunal colonization which mainly consisted of agglutinated foraminiferans (Rhabdammina abyssorum). The occurrence of active foraminiferans was reflected by the magnitude and steep gradient of hydrolytic activity measured. Compared to subsurface sediments, enzymatic activity associated with foraminiferans was elevated by two orders of magnitude.

The comparison of enzymatic activity associated with different groups of organisms (enteropneusts, echiurans, anthozoans, polychaetes, sipunculans, foraminiferans) demonstrates the relationship of enzymatic activity to the size of organisms. The occurrence of in- and epifauna, respectively, and their mode of organic matter hydrolysis reflects different strategies for growth and survival of organisms in nutrient-limited deep-sea sediments.

INTRODUCTION

Benthic activities such as feeding, burrow construction and locomotion essentially affect distribution and intensity of organic matter decomposition (Aller 1982, Aller 1988, Aller and Aller 1986, Aller and Yingst 1985, Andersen and Kristensen 1988, Kristensen 1988, Kristensen and Blackburn 1987). For instance, the capture of organic rich particles by the protoplasmic net of foraminiferans, the transport of freshly sedimented organic particles downwards into deeper sediment layers by bioturbation as well as the accumulation of organic matter in the digestive tract of organisms cause the concentration of organic matter degradation at special sites in the sediment.

Up to now investigations of the impact of biogenic structures on the turnover of organic matter have been concentrated on shallow water coastal sediments. It has been shown, that burrows and fecal pellets of macrofauna organisms offer microenvironments for a broad spectrum of physiological groups of micro- and meiofauna (Meyers et al. 1984, Reichardt 1988, Reise 1987). Microbial decomposition is usually elevated in these microhabitats (Aller and Aller 1986, Alongi 1985, Reichardt 1986). However, very little is known about the contribution of meio- and macrofauna to organic matter decomposition in deep-sea sediments.

Deep-sea sediments located in the Jan Mayen Fracture Zone were colonized by mass abundances of epibenthic foraminiferans (Rhabdammina abyssorum), whereas sediments of the Vøring-Plateau were

characterized by bicturbating macrofauna organisms as enteropneusts, echiurans, anthozoans and sipunculans (Romero-Wetzel 1987, 1989). These in- and epifaunal benthic organisms essentially affect organic matter decomposition in deep-sea sediments of the Norwegian-Greenland Sea.

The enzymatic hydrolysis of particulate organic matter is the initial and rate-limiting step of the organic carbon oxidation in sediments. However, at the present time, the direct measurement of organic matter degradation under in-situ conditions is limited by a number of methodological problems. Therefore radioactive or dye-labelled artificial substrates represent useful tools in the study of organic matter hydrolysis. Among the dye-labelled substrates, fluoresceindiacetate has been proved as a suitable model substrate, which is hydrolyzed rather unspecifically by esterases (cf. Meyer-Reil, 1990).

In this study, sediments from the Norwegian-Greenland Sea were analysed for hydrolytic activity associated with biogenic structures (meio- and macrofauna organisms as well as their tubes and burrows) using fluoresceindiacetate as a model substrate. By comparison with the hydrolytic activity measured in the bulk phase sediment, the importance of biogenic structures for organic matter decomposition in deep-sea sediments becomes obvious. The present study is part of an interdisciplinary research program dealing with the sedimentation of organic matter and its sedimentary record in the Norwegian-Greenland Sea (special research program: Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University).

MATERIALS and METHODS

Sediment samples from the Norwegian-Greenland Sea were taken by a large Reineck box corer during two expeditions with R.S. "Meteor" in August/September 1988 (cruise M 7/4-5) and in June/July 1989 (cruise M 10/3). The positions of the stations are indicated and specified in Fig. 1. Sediments were screened for dominating meio- and macrofauna organisms. Infaunal organisms were prevailing at the station on the Vøring-Plateau, whereas stations located around the island of Jan Mayen were generally characterized by a rich fauna of epibenthic foraminiferans (*Rhabdammina abyssorum*). Beside the organisms, sediment was collected from the burrows of the organisms as well as surrounding sediment. At the time of sampling, the temperature of the sediment surface ranged between -1 and $+1$ °C.

In order to analyse the hydrolytic activity associated with biogenic structures in deep-sea sediments, individuals of enteropneusts (*Stereobalanus canadensis*), echiurans (not identified) and anthozoans (*Cerianthus vogtii*) were dissected. In the case of echiurans and anthozoans only one individual tube dwelling organism was available for enzymatic analyses. All the organisms were homogenized with a teflon pistill and diluted in filter-sterilized bottom water. Organisms, which were too small to be dissected (polychaetes, ophiuroids, sipunculans and foraminiferans), were treated as a whole. The selected dilution was dependent on the amount of homogenized material. Sediment cores were dissected in 2.5 mm intervals and diluted 1 : 5 .

The enzymatic assay was started by adding fluoresceindiacetate (Serva no. 21575) at saturation level (final concentration about 100 μ M) to the homogenized and diluted samples. Enzymatic assays were run in time-course experiments (usually three incubation periods) under close to in-situ temperature (between 1-2 °C). After the appropriate incubation, samples were centrifuged at 6000 rpm (0 °C; 10 min). The supernatant was analysed for the release of fluorescein in a spectrofluorometer (Kontron SFM 25; excitation 470 nm, emission 510 nm). Enzymatic hydrolysis rates were extrapolated from the slope of the activity curve calculated by linear regression and standardized against a solution of fluorescein (Serva no. 21570).

For sediments from burrow walls and fecal pellets of selected enteropneusts and echiurans, total bacterial numbers were determined in diluted and sonicated samples by epifluorescence microscopy as described by Meyer-Reil (1983).

RESULTS and DISCUSSION

By the application of artificial dye-labelled substrates to sediments, their potential enzymatic activity can be estimated. The extrapolation to natural in-situ enzymatic activity is difficult due to the limited knowledge of concentration and spectrum of natural occurring substrates. However, the enzymatic activity rates measured reflect the pool of natural enzymes (esterases), which in turn is the response of previous variations in the composition and spectrum of natural occurring substrates (Meyer-Reil 1987). In the present study, fluoresceindiacetate was used to measure the hydrolytic activity associated with organisms and their biogenic structures as well with bulk phase sediment in the Norwegian-Greenland-Sea.

Enzymatic activity associated with infauna

Enzymatic activity associated with selected benthic macrofauna organisms (enteropneusts, echiurans, anthozoans and other small-sized species) was analysed in sediments of the Vøring-Plateau. Results of hydrolytic activity linked with the fauna are presented in Tab. 1-3. Figure 2 gives an overall picture of hydrolytic activity associated with the various faunal groups investigated.

Different segments of enteropneusts and the echiuran (proboscis, collar, gut) revealed levels of enzymatic activity which may be explained in accordance with their physiological function. High hydrolytic activity was measured in the gut (including tissue and

sediment), due to the presence of various digestive enzymes. However, sediment sampled from the gut, revealed only slight enhanced enzymatic activity (Tab. 1; Fig. 2). From these observations it may be concluded that digestive enzymes are preferentially active in connection with the gut tissue. The hydrolytic activity associated with the tentacles of the anthozoan was even one order of magnitude higher than the enzymatic activity in the digestive tract of enteropneusts and the echiuran (Fig. 2). Based on the investigations by Tiffon (1975) it may be derived that in some anthozoans the tentacles are responsible for the extracorporeal digestion, dependent on the presence of hydrolases in the ectoderm. The relatively high enzymatic activity, measured in the body tissue of the anthozoan, can be explained by the presence of rather active cells (nematocysts), which occur in all parts of the body of the Ceriantharia and are continually discharged until several layers of nematocysts form the dwelling tube of the anthozoan (den Hartog 1977).

Segments of the enteropneust such as proboscis and collar collect and transport food particles by ciliary currents to the mouth. These segments revealed enzymatic activity one order of magnitude lower as compared to organs with digestive function (Tab. 1; Fig. 2). In the mucus, secreted by the animal, the potential enzymatic activity was higher than the activity of an equivalent volume of surrounding sediment (Fig. 2), probably due to the presence of digestive enzymes in the mucus. These enzymes might be responsible for the enhanced hydrolytic activity associated with proboscis and collar, since both organs were covered with mucus. The levels of enzymatic activity, comparable for proboscis and collar, confirmed this hypothesis.

There was a slight decrease of enzymatic activity from the inner to the outer burrow walls of enteropneusts. Compared to the surrounding sediment, hydrolytic activity associated with burrow linings was enhanced by a factor 2 to 5 (Tab. 1; Fig. 2). In burrow walls of echiurans gradients of enzymatic activity were less pronounced (Tab. 2; Fig. 2). Gradients of enzymatic activity measured between inner and outer burrow walls disappeared, if individuals were damaged by sampling (Fig. 2; dashed line). This may be explained by the liberation of enzymes from squeezed animals, thus leading to an increase of hydrolytic activity in the surrounding sediment. It is difficult to decide where the enhanced levels of hydrolytic activity, associated with the burrow walls of enteropneusts, are originated from. The enzymes may have been derived from the metabolism of the organism. Since bacterial numbers at the burrow linings of enteropneusts and echiurans were enhanced by a factor of about 2 (Fig. 3), bacteria may have contributed to the elevated levels of enzymatic activity.

Fecal pellets of enteropneusts were found in the burrows at a sediment depth of 8 to 10 cm. They revealed two fold higher enzymatic activity and three fold higher bacterial density as compared to the surrounding sediment (Tab. 1; Fig. 3). Obviously, inner burrow walls as well as fecal pellets represent microenvironments located in deeper sediment regions, where bacteria mediated decomposing processes are favoured.

Differences in hydrolytic activity linked with different regions of the anthozoan tube were recorded. The inner surface of the tube.

consisting of a thin, greyish "epithel-like" layer, revealed significantly higher hydrolytic activity than the outer surface of the tube (Tab. 3; Fig. 2), which consisted of a slimy greenish material. Since the tube of one Cerianthus vogtii specimen may reach a length of up to 8 m per m² bottom, and penetrates downwards to a depth of at least 40 cm, it is obvious that extended regions of enhanced enzymatic activity are created by these organisms.

Since it was too difficult to dissect smaller macrofauna organisms, individuals of polychaetes, ophiuroids and sipunculans were homogenized as total organisms and analysed for hydrolytic activity. By interpreting the hydrolytic activity rates measured, one has to consider that the data reflect the activity of the total pool of enzymes present. The enzymatic activity, measured for individual macrofauna organisms, corresponded to the hydrolytic activity associated with the digestive tract of enteropneusts and echiurans (Tab. 3; Fig. 2). However, analysing enteropneusts as total individuals, revealed activity rates approximately one order of magnitude lower (Fig. 2).

From these measurements it can be derived that levels of hydrolytic activity correspond to the size of the organisms: the smaller the organisms, the higher the enzymatic activity (e.g. sipunculans as the smallest macrofauna organisms, investigated, revealed the highest hydrolysis rate: cf. Tab. 3; Fig. 2). These results fit into the general picture of the relationship of metabolic activity to the size of organisms (cf. Gerlach et al. 1985 and literature cited therein).

Enzymatic activity associated with epifauna

Whereas sediments of the Vøring-Plateau were dominated by infauna, sediments sampled around the island of Jan Mayen were characterized by a rich epibenthic fauna, which consisted almost exclusively of agglutinated foraminiferans (Rhabdammina abyssorum).

These organisms accumulate organic particles in their protoplasmic nets, extended above the sediment surface. Thus, it can be expected that the major part of the sedimented organic matter undergoes already decomposition prior to reaching the sediment surface. Through their mode of feeding epibenthic foraminiferans may prevent the flux of sedimented organic matter to deeper sediment layers. The lack of degradable organic matter in deeper sediment layers might be indeed the reason for the poor macrofauna colonization observed in sediments, densely colonized by epibenthic foraminiferans.

The existence of mass abundances of epibenthic foraminiferans at stations around the island of Jan Mayen coincided with a steep gradient of hydrolytic activity rates, which became especially obvious from fine-scale-investigations. Enzymatic hydrolysis was enhanced by about two orders of magnitude in the 0 to 0.5 mm horizon over horizons only a few millimeters deeper (Fig. 4). As compared to surface sediments of the Vøring-Plateau, where epifauna was less obvious, the hydrolytic activity of surface sediments colonized with foraminiferans was about 100 to 300 times higher (Fig. 4). Analyses of hydrolytic activity of selected individual foraminiferans confirmed the hypothesis that indeed the epifauna was responsible for the magnitude and steep gradient of hydrolytic activity. Below the

uppermost sediment layer living agglutinated foraminiferans disappeared. Correspondingly, enzymatic activity rates decreased drastically and reached levels comparable to levels of enzymatic activity measured in sediments of the Vøring-Plateau (Fig. 4).

Since the fluorometric assay is highly sensitive, even individual foraminiferans, only a few millimeters in length, can be analyzed for their hydrolytic activity. Therefore enzymatic assays may provide an alternative approach to differentiate relatively quickly between active and inactive (dead?) organisms. Enzymatic assays may replace the traditional, more time consuming differentiation of the physiological state of foraminiferans stained with bengal rosa (Lutze 1964, Bernhard 1988).

Analyses of individual foraminiferans demonstrated large variations of enzymatic activity (Tab. 4; Fig. 2), obviously dependent on the physiological state of the organisms. A major part of the foraminiferans revealed very low enzymatic activity rates which were in the same range as the hydrolytic activity of subsurface sediments (without agglutinated foraminiferans). It can be concluded that these organisms were inactive with regard to organic matter decomposition. An additional indication may be derived from ATP measurements, which showed no enrichment of biomass at the sediment surface (data not shown). As described by Linke (1989) benthic foraminiferans are capable of decomposing their own protoplasm during starvation. Following organic matter supply an "awakening" reaction occurs, stimulating cell metabolism. Beside dead and inactive individuals very few organisms with extremely high enzymatic activity were

recorded.

From the data measured, it can be derived that the hydrolytic activity associated with an individual active foraminiferan already accounted for the activity recorded in one cm³ of sediment (consisting of foraminiferans embedded in sediment) from the uppermost horizon. In comparison to deep sediment horizons one individual foraminiferan is about two to three orders of magnitude more active (Tab. 4: Fig. 4), which demonstrates that agglutinated foraminiferans dominate organic matter decomposition at the sediment surface.

CONCLUSION

From the results it can be concluded that enzymatic decomposition processes in deep-sea sediments of the Norwegian-Greenland Sea are closely associated with biogenic structures. Since these extend down to a sediment depth at least of approximately 40 cm (in the case of anthozoan tubes), enhanced levels of enzymatic activity can be expected even in deep sediment horizons. From a comparison with enzymatic activity measured in the bulk phase sediment, the importance of biogenic structures for the transformation of organic matter (in these sediments) becomes especially obvious. This has to be seen in the light that biogenic structures in the sediments analysed are more wide-spread than it was previously thought (cf. Romero-Wetzel 1989). In this regard, offshore nutrient-limited sediments differ from coastal nutrient-rich sediments, where the main organic matter decomposition occurs in the bulk phase sediment (Faubel and Meyer-Reil 1983). The dependence of hydrolytic activity on the size of organisms fits into the general picture that smaller organisms are characterized by higher metabolic activity.

The close association of hydrolytic activity with in- and epifauna, respectively, and their different mode of organic matter hydrolysis reflects different strategies for growth and survival under substrate limitation: Infauna organisms in sediments of the Vøring-Plateau capture, concentrate and degrade organic matter in their burrows. Epifauna organisms (e.g. agglutinated foraminiferans) dominating in sediments from stations around the island of Jan Mayen capture and digest particulates by their plasma nets, extended above the sediment

surface. From these two strategies of organic matter decomposition, consequences may arise for the early diagenesis of organic material and its sedimentary record.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. Altenbach, P. Linke and A. Thies for sharing their samples with us.

This work was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (report no. 87 of the Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University).

LITERATURE CITED

Aller. R.C. 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water, 53-102. In McCall, P.L. and Tevesz. M.J.S. (eds.) Animal-sediment relations. Plenum Publ. Comp., New York.

Aller. R.C. 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments. I. The role of burrow structures, 301-338. In Blackburn. T.H. and Sørensen. J. (eds.) Nitrogen cycling in coastal marine environments. John Wiley and Sons. Chichester.

Aller. J.Y and Aller. R.C. 1986. Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site. western North Atlantic. Deep-Sea Res. 33: 755-790.

Aller. R.C. and Yingst. Y. 1985. Effects of the marine deposit-feeders Heteromastus filiformis (Polychaeta). Macoma balthica (Bivalvia). and Tellina texana (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. J. Mar. Res. 43: 615-645.

Alongi. D.M. 1985. Microbes, meiofauna, and bacterial productivity on tubes constructed by the polychaete Capitella capitata. Mar. Ecol. Prog. Ser. 23: 207-208.

- Andersen, F.O. and Kristensen, E. 1988. The influence of macrofauna on estuarine benthic community metabolism - A microcosm study. *Mar. Biol.* 99: 591-603.
- Bernhard, J.M. 1988. Postmortem vital staining in benthic foraminifera: Duration and importance in population studies. *J. Foram. Res.* 18: 143-146.
- den Hartog, J.C. 1977. Descriptions of two new Ceriantharia from the Caribbean region, Pachycerianthus curacaoensis n.sp. and Arachnanthus nocturnus n.sp., with a discussion of the cnidom and of the classification of the Ceriantharia. *Zoologische Mededelingen* 51: 211-248.
- Faubel, A. and Meyer-Reil, L.-A. 1983. Measurement of enzymatic activity of meiobenthic organisms: methodology and ecological application. *Cahiers de Biologie marine* 24: 35-49.
- Gerlach, S.A., Hahn, A.E. and Schrage, M. 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26: 161-173.
- Kristensen, E. 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments: microbial activities and fluxes. 275-299. In Blackburn, T.H. and Sørensen, J. (eds.) *Nitrogen cycling in coastal marine environments*. John Wiley and Sons, Chichester.

Kristensen, E. and Blackburn, T.H. 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: influence of bioturbation and anoxia. J. Mar. Res. 45: 231-257.

Linke, P. 1989. Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer.

Report no. 18 of the Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University.

Lutze, G.F. 1964. Zum Färben rezenter Foraminiferen. Meyniana 14: 43-47.

Meyer-Reil, L.-A. 1983. Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight. II. Analysis of benthic bacterial populations. Mar. Biol. 77: 247-256.

Meyer-Reil, L.-A. 1987. Seasonal and spatial distribution of extracellular enzymatic activities and microbial incorporation of dissolved organic substrates in marine sediments. Appl. Environ. Microbiol. 53: 1748-1755.

Meyer-Reil, L.-A. 1990. Ecological aspects of enzymatic activity in marine sediments. In Proceedings of the First Workshop on Exoenzymes in Aquatic Environments, July 23-27. Retrain. submitted.

- Meyers, M.B., Fossing, H. and Powell, E.N. 1987. Microdistribution of interstitial meiofauna, oxygen and sulfide gradients, and the tubes of macro-infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 223-241.
- Reichardt, W. 1986. Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. *Actes Colloques IFREMER* 3: 415-425.
- Reichardt, W. 1988. Impact of bioturbation by Arenicola marina on microbiological parameters in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 149-158.
- Reise, K. 1987. Spatial niches and long-term performance in meiobenthic Plathelminthes of an intertidal lugworm flat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 329-333.
- Romero-Wetzel, M.B. 1987. Sipunculans as inhabitants of very deep, narrow burrows in deep-sea sediments. *Mar. Biol.* 96: 87-91.
- Romero-Wetzel, M.B. 1989. Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vøring-Plateau (Norwegische See). Report no. 13 of the Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University.
- Tiffon, Y. 1975. Hydrolases in the ectoderm of Cerianthus lloydii Gosse, Cerianthus membranaceus Spallanzani and Metridium senile (L.): Demonstration of extracellular and extracorporeal digestion. *J. Exp. Mar. Biol Ecol.* 18: 243-254.

Fig. 1 Sampling sites in the Norwegian-Greenland Sea. Station number, sampling date, position and water depth as follows:

533 (1988/08/30) 67°44.0' N; 05°55.6' E; water depth 1240 m;
 # 576 (1988/09/18) 70°20.1' N; 10°37.8' W; water depth 1745 m;
 # 625 (1988/06/18) 70°20.0' N; 10°37.5' W; water depth 1710 m;
 # 635 (1989/06/21) 70°57.4' N; 05°32.7' W; water depth 1751 m;
 # 681 (1989/07/06) 71°37.8' N; 08°41.0' W; water depth 1168 m;

Fig. 2 Hydrolytic activity associated with meio-and macrofauna organisms.

Hydrolytic rates are expressed as release of fluorescein per cm^3 of material per h.

• Circles indicate hydrolytic activity measured for segments of macrofauna organisms, burrows and surrounding sediment, respectively.

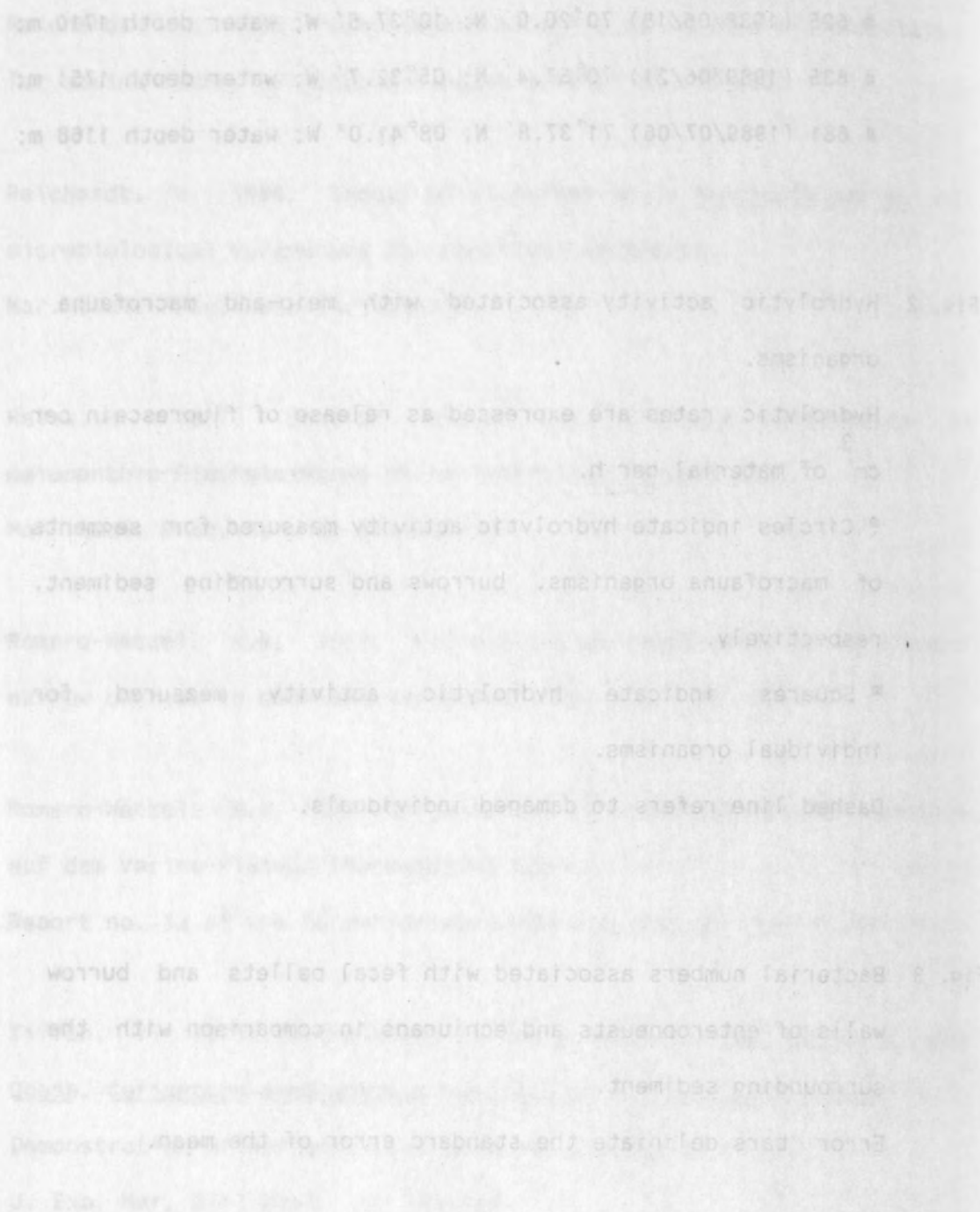
■ Squares indicate hydrolytic activity measured for individual organisms.

Dashed line refers to damaged individuals.

Fig. 3 Bacterial numbers associated with fecal pellets and burrow walls of enteropneusts and echiurans in comparison with the surrounding sediment.

Error bars deliniate the standard error of the mean.

Fig. 4 Fine-scale distribution of hydrolytic activity in sediments of the Vøring-Plateau (station no. 533) inhabited by macrofauna and in sediments around the island of Jan Mayen (station no. 576) colonized by epibenthic foraminiferans.



Tab. 1 Hydrolytic activity associated with enteropneusts.

Individuals (A-G) were dissected and analysed in comparison to their burrow walls and surrounding sediment (* damaged individuals).

Activity rates are expressed as release of fluorescein per cm^3 of homogenized material per h. For details compare text.

	A *	B *	C	D	E	F	G
Proboscis	1.0×10^3	-	1.2×10^3	2.3×10^2	3.0×10	-	-
Collar	1.1×10^3	-		1.2×10^2	6.2×10^2	-	-
Gut for- hind-	4.1×10^3	-	2.2×10^3	1.4×10^3	2.9×10^3	-	-
		-	2.4×10^3	3.5×10^3		-	-
Sediment (gut)	-	-	-	-	2.7×10	-	-
Mucus	-	3.0×10	-	-	5.9	-	-
Total organism	-	5.7×10^2	-	-	-	-	-
Fecal pellets	-	-	-	-	1.9	-	2.7
ref. sediment	-	-	-	-	-	-	-
brownish	-	-	-	-	-	-	0.9
greyish	-	-	-	-	-	-	0.4
Burrow wall							
inner	8.2	1.8×10	2.2	5.0	-	3.6	-
outer	6.5	-	0.9	2.0	-	3.0	-
Ref. sediment	8.8	1.9	0.6	1.1	-	1.5	-

Tab. 2 Hydrolytic activity associated with echinurans (A,B) and anthozoans (C-E).

Individuals were dissected and analysed in comparison to their burrow walls and surrounding sediment.

Activity rates are expressed as release of fluorescein per cm^3 of homogenized material per h.

For details compare text.

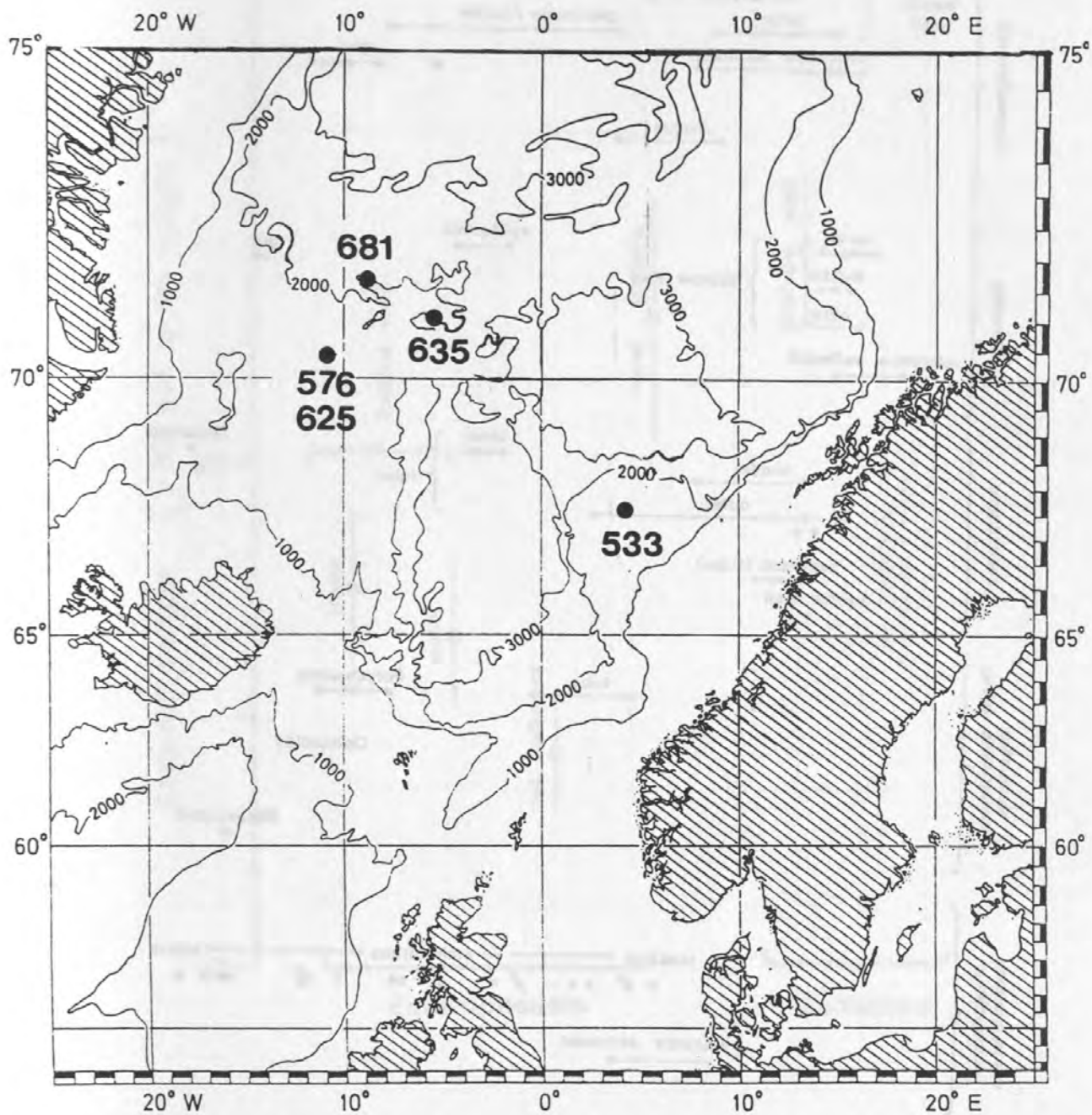
	A	B		C	D	E
Proboscis epidermis	1.7×10^2 3.7	- -	Body tissue	1.2×10^3	-	-
Gut for- mid- hind- epidermis	8.1×10^3 9.5×10^3 9.2×10^3 3.8×10^2	- - - -	Tentacles	2.5×10^4	-	-
Burrow wall inner	0.7	- 0.8 0.5 1.2	Tube inner	1.8×10^2	2.9×10^2 2.6×10^2 2.1×10^2 2.8×10^2	-
middle	-	0.7 0.9 1.2	middle		7.9	1.4
outer	-	0.6 2.0	outer (mucus)	1.4×10	-	0.8
			Sediment (tube)		2.2 2.0	2.3
			Burrow wall inner	1.3	-	-
Ref. sediment	0.4	0.3 0.9				

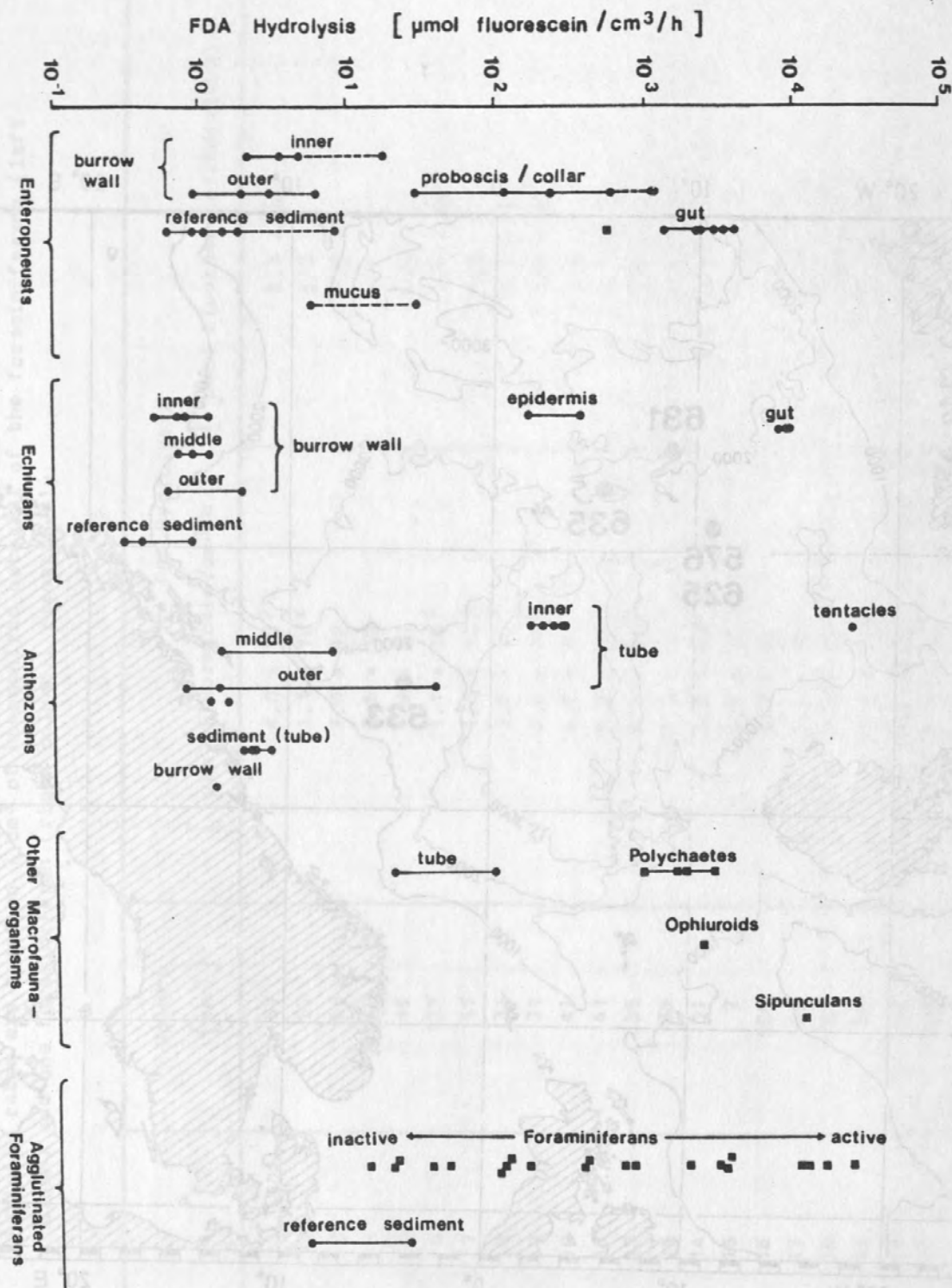
Tab. 3 Hydrolytic activity associated with individual benthic organisms.
Activity rates are based on 1 cm³ of homogenized material of the organisms
(left column) and one organism (right column), respectively.

	Volume [mm ³]	FDA Hydrolysis	
		[μmol fluorescein/cm ³ /h]	[μmol fluorescein/individual/h]
Polychaetes (free living)	212	1.9×10^3	4.1×10^2
	141	2.9×10^3	4.1×10^2
	8	1.7×10^3	1.3×10
Polychaetes (sessile) body			
for -	110	9.3×10^2	1.0×10^2
hind-	110	1.0×10^3	1.1×10^2
tube			} 2.2×10^2
for-	31	2.0×10	0.6
hind-	31	9.6×10	3.0
Ophiuroids	14	1.2×10^3	1.7×10
Sipunculans	16	1.2×10^4	2.0×10^2

Tab. 4 Hydrolytic activity associated with individual agglutinated foraminiferans.
Activity rates are based on 1 cm³ of homogenized material of the foraminiferans (left column) and one foraminiferan (right column), respectively.

	Volume [mm ³]	FDA Hydrolysis	
		[μmol fluorescein/cm ³ /h]	[μmol fluorescein/individual/h]
1	57	4.0 × 10 ²	2.3 × 10
2	57	1.1 × 10 ²	6.3
3	64	2.0 × 10	1.3
4	49	3.5 × 10	1.7
5	49	1.8 × 10	0.9
6	127	1.1 × 10 ⁴	1.4 × 10 ³
7	57	1.3 × 10 ²	7.5
8	31	3.2 × 10 ³	9.9 × 10
9	31	3.8 × 10 ²	1.2 × 10
10	41	4.6 × 10	1.9
11	41	8.4 × 10 ²	3.5 × 10
12	35	2.0 × 10 ³	6.9 × 10
13	38	1.3 × 10 ⁴	4.8 × 10 ²
14	31	1.2 × 10 ²	3.7
15	7	1.6 × 10 ²	1.1
16	106	9.7 × 10	1.0 × 10
17	31	2.6 × 10 ⁴	8.2 × 10 ²
18	57	3.5 × 10 ³	2.0 × 10 ²
19	41	1.7 × 10 ⁴	6.7 × 10 ²
20	47	3.7 × 10 ³	1.7 × 10 ²
21	106	7.2 × 10 ²	7.6 × 10





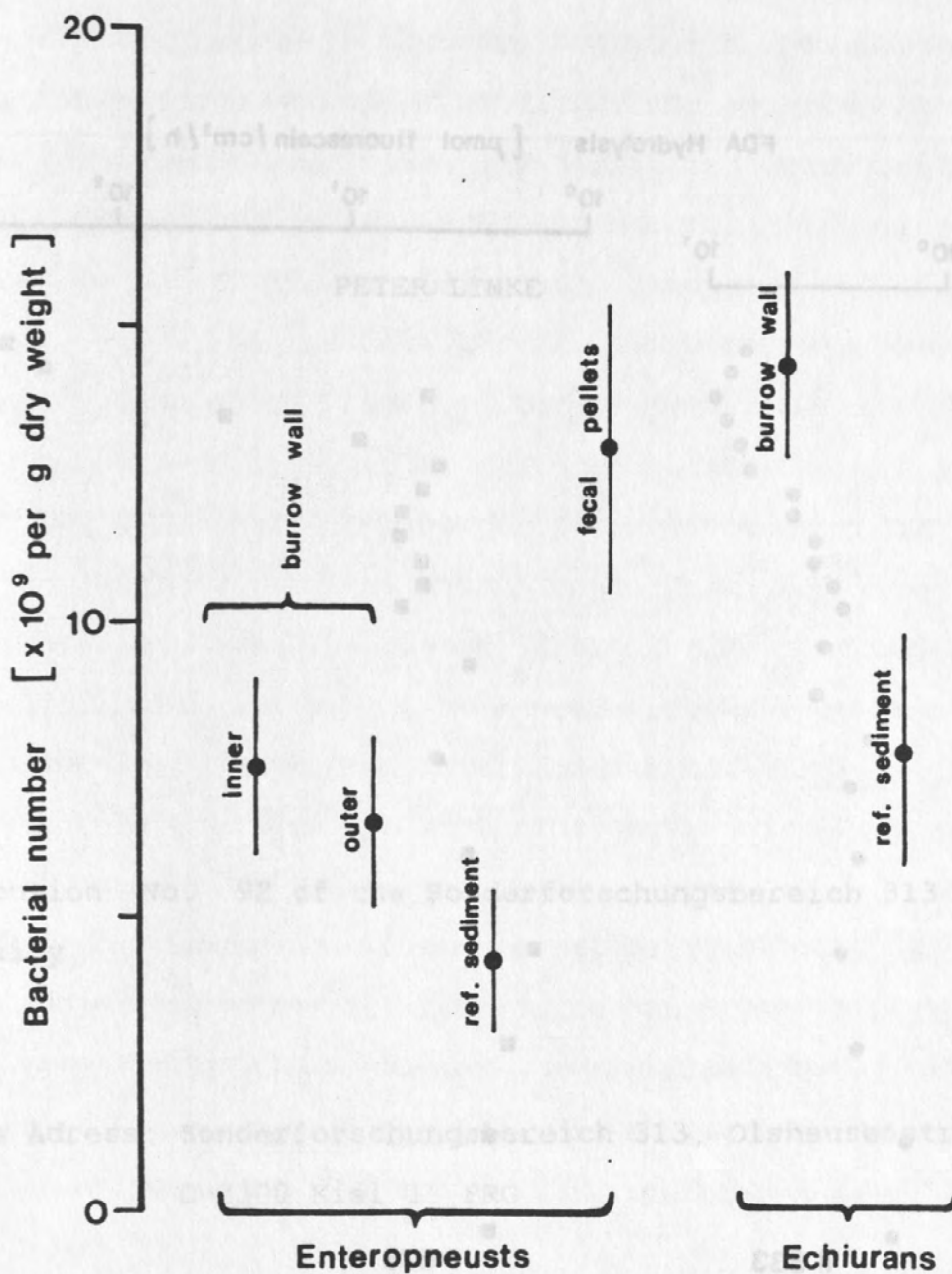
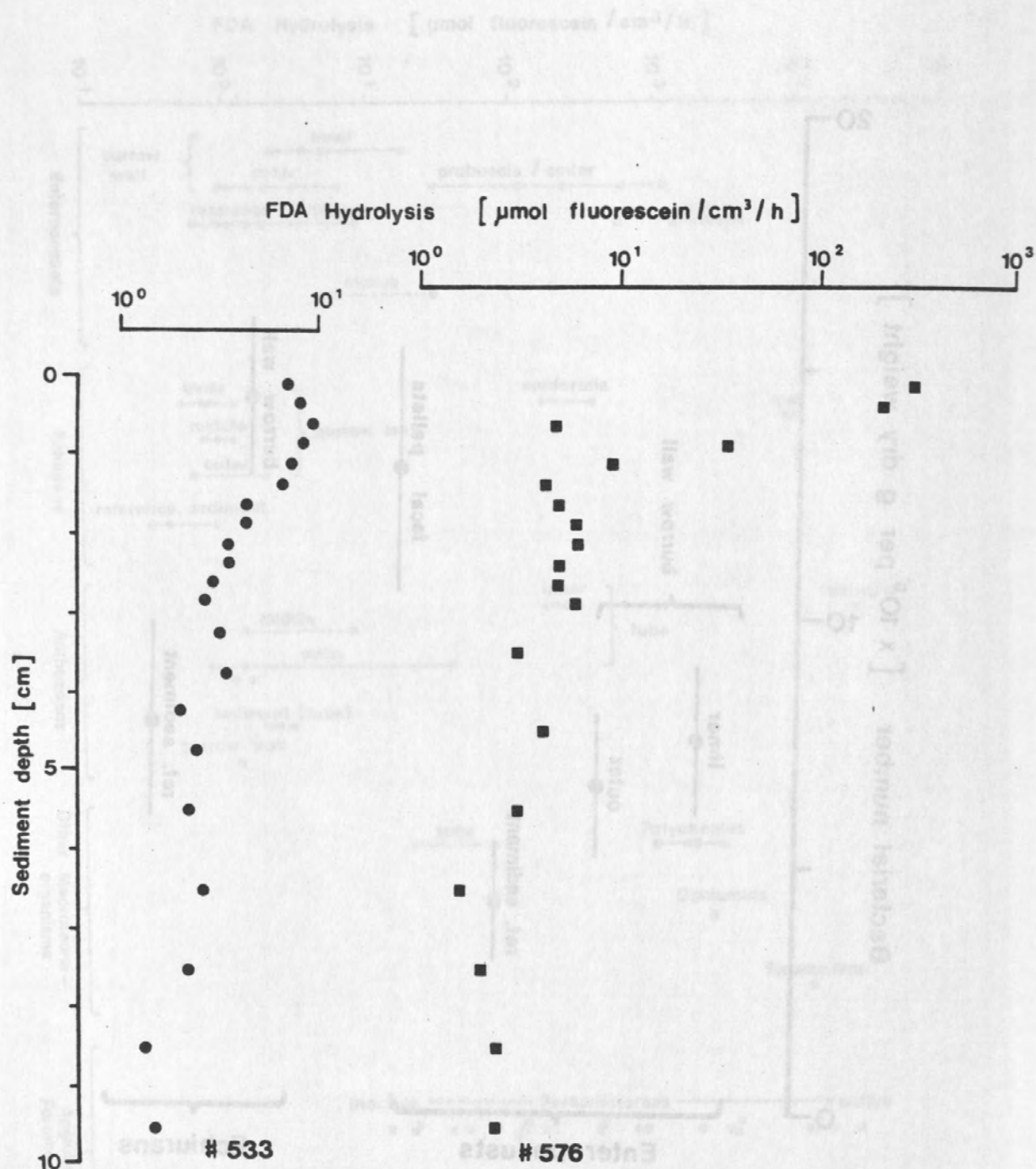


Fig. 4 zu Käster und Meyer-Reil



Version 1.3 April 1990

Metabolic adaptations of benthic foraminifera to seasonally varying food input

PETER LINKE

Contribution No. 92 of the Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University

Authors Address: Sonderforschungsbereich 313, Olshausenstr. 40.
D-2300 Kiel 1, FRG

ABSTRACT

ATP content of benthic foraminifera and their metabolic activity through measurements of Electron Transport System (ETS) activity and heat production were determined. This, combined with live observations, revealed two survival strategies of benthic foraminifera living in deep-sea sediments of the Norwegian-Greenland Sea. *Rupertina stabilis*, an obligate suspension feeder, is adapted to conditions in which it receives a steady input of particles throughout the year, enabling it to maintain a relatively high ATP content ($153 \pm 23 \text{ ng ATP} \cdot \text{ind}^{-1}$) with a reduced ATP turnover rate (0.008 s^{-1}). In contrast *Cribr stomoides subglobosum*, *Pyrgo murrhina* and *Rhabdammina abyssorum* undergo large (upto 10-fold) fluctuations in seasonal values of ATP and heat production, but retain a high, relatively constant ATP turnover rate (i.e. seconds). Such a rapid turnover allows these foraminifera to take quick advantage of sudden nutrient inputs; this state of readiness, however, is maintained at the cost of the protoplasm, which benthic foraminifera are apparently capable of metabolizing in times of starvation. ATP measurements reflect physiological fluctuations in body mass, indicating that ATP content is only a measure of the metabolically active protoplasm. *Cribr stomoides subglobosum* and *Pyrgo murrhina* responded to several sedimentation events with an increase in ETS activity; single cells sometimes showed extremely high ATP values (50 to 100-fold increase), reflecting an individual physiological response to food input to the deep-sea.

INTRODUCTION

The abundance of benthic foraminifera in the deep-sea is reported to be greater than that of any other eukaryotic taxon (BERNSTEIN and MEADOR, 1979; COULL *et al.*, 1977; HESSLER, 1974; SMITH *et al.*, 1976; SNIDER *et al.*, 1984; TENDAL and HESSLER, 1977; TIETJEN, 1971). In the deep-sea of the Arctic oceans they account for a major part of the benthic biomass (Basov and Khusid, 1983; Basov, 1974). New techniques are already being used to measure the biomass of benthic foraminifera directly by organic carbon (ALTENBACH, 1987) and adenosine-5'-triphosphate (ATP) assays (DeLACA, 1986). Little information, however, is available on their metabolism. Since protozoa have a high growth potential they may be expected to be of importance in terms of turnover rates in biotopes where they are especially abundant. It is already evident that the response by a deep-sea benthic community to a pulse of natural organic matter occurs within days (GRAF, 1989). A direct response of benthic foraminifera to food supply has been documented in Kiel Bight, Baltic Sea (ALTENBACH, 1985). After the sedimentation of the spring phytoplankton bloom increased growth rates and subsequent reproduction were found. In upwelling areas a direct correlation between primary production in the euphotic zone and biomass and species composition of benthic foraminifera has been shown (LUTZE *et al.*, 1986). GOODAY (1988) described a rapid response of deep-sea benthic foraminifera to freshly sedimentated phytodetritus.

The present study attempts to show that benthic foraminifera are capable of competing in the rapid struggle for a limited food supply that characterizes the deep-sea and have developed

morphological and physiological adaptations to survive in this extreme habitat. Since the Norwegian-Greenland Sea is influenced by different currents and water masses, varying processes are to be expected which control particle sedimentation. The Norwegian Current imports warm Atlantic water; on the Norwegian Shelf the Norwegian Coastal Current flows with less saline water to the Northeast; the East Greenland Current brings in a cold water mass from the Arctic. In this study foraminifera data from these three different hydrographic regimes are presented (Fig. 1).

MATERIAL AND METHODS

Foraminifera data from 6 expeditions (1985-1988) and 17 stations (Table 1, Fig. 1) between the Norwegian shelf and the East Greenland shelf are presented. Live observations were conducted immediately upon recovery of large box corers (50 * 50 cm surface area) in a specially equipped "biocontainer" on deck of RV "Meteor", using a WILD M 650 operation-microscope. Sediment cores were taken with a multiple corer (modified from BARNETT *et al.*, 1984) using plexiglas tubes with a 10 cm inner diameter or as subcores from the large box corer. The top and the bottom of each sediment core was stoppered with 'Delrin' and the cores were kept in a temperature controlled refrigerator close to *in situ* temperature (-0.9°C). The upper centimeter of each sediment core was removed and gently washed with precooled seawater on a plastic sieve with a mesh size of 200 μm . The remains in the sieve were transferred into glass petri-dishes and living foraminifera were picked out with forceps under a dissection microscope. The foraminifera were gently cleaned of

adhering detritus. Samples were kept at *in situ* temperature by means of a cooling stage built on the microscope table (LINKE, 1989).

For ATP extraction single foraminifera were transferred into test tubes and rinsed to the tube bottom with 1-2 ml of boiling 0.02 M TRIS buffer (pH 7.8). The tubes were held in an Erlenmeyer flask with boiling water, which was heated by a sand bath. The tests of the foraminifera were crushed with a glass rod to optimize the extraction efficiency and to shorten the extraction time to 30 sec. The extracted samples were stored at -20°C until analysis several weeks later. The real dilution of the samples was determined by weighing the test tubes with and without the extracts. ATP was measured according to the method of Witzel (1979) using a JRB ATP-photometer.

ETS activity was measured according to the methods of CHRISTENSEN and PACKARD (1977) and KENNER and AHMED (1975) modified by GRAF and BENGTTSSON (1984). Between 10 and 20 foraminifera were ground for 60 sec in 3 ml cold 0.1 M phosphate buffer (pH 8.2) in a Potter tissue grinder with a teflon pestle placed in an ice bath to prevent temperature increase above 15°C. The samples were incubated at a constant temperature in a water bath. Incubation temperatures varied between -0.5°C and 23.5°C; the samples were correspondingly incubated between 60 and 10 min. The reaction was stopped with 1 ml of 1.0 M H_3PO_4 in 4% formaldehyde solution (1 : 1 proportion). After centrifuging for 10 min at 3500 rpm, sample absorbance was measured at 492 nm. As controls, to determine nonenzymatic reduction of the tetrazolium dye (INT), 1 ml of each sample was initially treated

with the stopper solution and incubated like the experimental sample. Another control to check the different buffers was carried out by incubating 1 ml of homogenisation buffer in place of the homogenate.

Heat production of foraminifera was measured on 'Meteor' Cruise M2 in a multicalorimeter (GRAF *et al.*, 1988) providing a maximum sample size of about 70 cm³. All the other heat production measurements were conducted in a double twin calorimeter (described in GRAF, 1987). In this instrument two commercial LKB batch calorimeters (Type 10700-1 and -2) were modified and encased in a stainless steel container submerged in a temperature-controlled water bath. The sample size was 4 cm³. Depending on the size of the foraminifera up to 200 individuals were placed in the seawater-containing stainless steel chambers. After closing the chambers they were precooled in a refrigerator to shorten the equilibration time. After each measurement a baseline, with the seawater used, was monitored like a sample. Subtraction of the baseline value from the corresponding sample value eliminated equilibration and contamination effects due to bacteria in the water. Thermograms were linear 4 h after starting a measurement; heat flow was integrated for the subsequent 5 h.

RESULTS

Live observations

At the stations on the Norwegian continental margin (Fig. 2) a biotope of suspension feeding benthic animals was found (LUTZE and ALTENBACH, 1988), extending from the Vøring Plateau northwards for at least 200-300 km. In a distinct depth range between 600 and 800 m the suspension feeding benthic foraminifer *Rupertina stabilis* occurs in high population densities. The population structure is extremely patchy with densities reaching up to 100 ind * 10 cm⁻² on exposed rocks (LUTZE and ALTENBACH, 1988).

Attached to hard substrates and obviously preferring elevated positions, this species is exposed to the bottom currents. At the apertural region *Rupertina stabilis* erects sponge spicules to spread its fragile adhesive protoplasm into the water like a pseudopodial network (Plate 1, A). Another benthic foraminifer of this biotope, *Rhabdammina abyssorum*, lacks such high morphological adaptations like *Rupertina stabilis*. *Rhabdammina abyssorum* was mostly found lying on the sediment surface, accumulating detrital matter by pseudopodial activity (Plate 1, B). In one case *Rhabdammina abyssorum* was observed together with *Rupertina stabilis* on the inner wall of a crustacean cavity extending the pseudopodia into the respiratory current of the megafaunal inhabitant (Plate 1, C).

Rhabdammina abyssorum was also found at Sta M568 on the East Greenland continental margin.

On the Vøring Plateau and in the deep-sea basins of the Norwegian Greenland Sea only 4 species make up more than 90% of

the foraminifera in the $>250\ \mu\text{m}$ fraction: *Cribr stomoides subglobosum*, *Reophax scorpiurus*, *Pyrgo murrhina* and *Cibicidoides wuellerstorfi* (LUTZE and SALOMON, 1987).

Cribr stomoides subglobosum (Plate 1, D) and *Pyrgo murrhina* were found living on the sediment surface and are capable of developing long whiplike plasma threads to draw in detrital material. Those individuals which were found in the sediment showed a 'plug' of accumulated detrital matter, built by pseudopodial activity around the apertural region.

Energy metabolism measurements

The suspension feeder *Rupertina stabilis* showed the highest mean ATP content per animal of all foraminifera measured in this study. It maintained a protoplasmic content of $153 \pm 23\ \text{ng ATP} \cdot \text{ind}^{-1}$ and showed no changes (at the 5% significance level) during February 1987, July 1986 and August 1988. Though *Rhabdammina abyssorum* had a much larger test (mean test length 18.5 mm) than *Rupertina stabilis* (mean test length 1.1 mm) it had only $23.1 \pm 2.9\ \text{ng ATP} \cdot \text{ind}^{-1}$. The mean ATP values of *Rhabdammina abyssorum* from the East Greenland Current (Sta M568) were in the same order of magnitude as those of the same species living on the Norwegian continental margin. In contrast to *Rupertina stabilis*, *Rhabdammina abyssorum* showed 10-fold lower ATP values in February 1987 than in July 1985 (Figs. 3, 4).

Replicate heat production measurements of *Rhabdammina abyssorum* conducted with the multicalorimeter ($27.6 \pm 7.3 \cdot 10^{-7}\ \text{J} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$ in July 1986) agreed well with the value obtained with

the double twin calorimeter ($31.3 \times 10^{-7} \text{ J} \times \text{s}^{-1} \times \text{ind}^{-1}$ in July 1987). These high values are similar to the heat production of *Pyrgo murrhina* from sta M107 in the Lofoten Basin ($32.5 \times 10^{-7} \text{ J} \times \text{s}^{-1} \times \text{ind}^{-1}$ in July 1986), but were much higher than those for *Rupertina stabilis* ($2.75 \times 10^{-7} \text{ J} \times \text{s}^{-1} \times \text{ind}^{-1}$ in August 1988). For *Rhabdammina abyssorum* heat production measurements were 10 times lower in February 1987 than in July 1988, as reflected in the ATP values. In comparison *Rupertina stabilis* living in the same biotope like *Rhabdammina abyssorum* showed only a factor of 3.7 in the seasonal variation of heat production between February 1987 and July 1986.

The ATP content of *Pyrgo murrhina* has a high variability. Against background values of $0.3 - 0.5 \text{ ng ATP} \times \text{ind}^{-1}$, single, extremely high, ATP contents (11.7 , 77.4 and $34.7 \text{ ng ATP} \times \text{ind}^{-1}$) were found in July 1985 and July 1986. Individuals from Sta M537 in the East Greenland Current had an elevated mean ATP content of $1.64 \pm 0.22 \text{ ng} \times \text{ind}^{-1}$. Nevertheless the mean ATP content, heat production and potential oxygen consumption showed a distinct pattern of high values in July 1986 and low ones in October 1987 (Fig. 5). This high seasonal variation coincided with the variation in ATP content and heat production values obtained for *Rhabdammina abyssorum*.

The most common species on the Vøring Plateau, *Cribr stomoides subglobosum*, showed a variability in ATP content comparable to *Pyrgo murrhina* with increased values in June 1986 and August 1988. Again the highest ATP content and potential oxygen consumption was measured with individuals from Sta M537 in the East Greenland Current (Fig. 6).

The main heat releasing process during metabolism is the production and dephosphorylation of ATP (Himms-Hagen 1976). As heat production measurements contain a time factor ($1 \text{ W} = 1 \text{ J} \cdot \text{s}^{-1}$) the combination with ATP-measurements provides an additional activity parameter (ATP-turnover rate), which gives information about the dynamics of metabolic processes in the cell. Gnaiger (1980) gave the caloric equivalents of ATP-turnover for various types of metabolism. ATP-turnover rates were calculated assuming a heat release of $77 \text{ KJ} \cdot \text{mole}^{-1} \text{ ATP}$ for aerobic metabolism. Most of the gained ATP-turnover rates were in the range known for bacteria (Table 2). Only those values obtained for *Rupertina stabilis* were considerably lower.

For aerobic metabolism the oxycaloric coefficient ($20.1 \text{ J} = 1 \text{ ml O}_2$) of Ivlev can be used to calculate the oxygen consumption of foraminifera from heat production measurements (Table 2). Furthermore these values can be compared to the potential oxygen consumption obtained by the ETS-method. Thus all ETS-values were calculated with the Arrhenius formula to the *in situ* temperature, which had also been used in both calorimeters. In case of *Rupertina stabilis* the oxygen consumption calculated from heat production was, in February 1987, only half of the potential value obtained by the ETS-measurements, whereas in August 1988 both methods gave similar results; the metabolic potential was almost entirely exploited. Comparing these two sets of calculated oxygen consumption rates for the other 3 foraminifera species a discrepancy was found. In most cases the potential oxygen consumption was lower than the 'actual' value calculated from heat production. Therefore incubation

experiments were conducted with *Pyrgo murrhina* at *in situ* temperature. The obtained potential values ($30.1 \pm 12.0 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$) were higher but not significantly different at the 5% level from those values ($11.6 \pm 5.8 \text{ nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$), which were only calculated to the *in situ* temperature. This might be an indication that the enzymes of the electron transport chains of those foraminifera living in greater water depths than *Rupertina stabilis* are adapted to lower temperatures.

DISCUSSION

Seasonality in food supply

In boreal or arctic seas the particle flux from the pelagial to the benthos is dominated by short, but intensive sedimentation events. This is especially true for the organic fraction originating from pelagic production which forms the primary food source to the benthos. Even in great water-depths these fluctuations in particle flux cause periods of short-term excess food supply and long times of starvation (BILLET *et al.*, 1983). In shallow water systems like the Kiel Bight (Baltic Sea) such sedimentation events elicit a short-term (2 - 4 weeks) increased benthic activity, mainly of bacteria and protozoa (GRAF *et al.*, 1983; MEYER-REIL, 1983). Bacteria respond with accelerated biomass production and subsequent cell division (MEYER-REIL, 1984; 1986; MEYER-REIL and GRAF, 1986). 4 weeks after sedimentation of the spring phytoplankton bloom in this area the biomass of benthic foraminifera had increased significantly (ALTENBACH, 1985, ALTENBACH and SARNTHEIN, 1989).

Freshly sedimented phytodetritus (LOCHTE and TURLEY, 1988) colonized by benthic foraminifera (GOODAY, 1988) and other microorganisms has been reported from deep-sea areas in the NE-Atlantic. This kind of sedimentation gives a strong seasonal impulse to the benthos, which should influence the life strategies of single species as well as the turnover rates of the whole benthic community. On the Vøring Plateau, GRAF (1989) has found a response of the deep-sea benthos to a food pulse on a time-scale of days.

The availability of energy is a key problem for benthic organisms. During the long starvation periods in the deep-sea the energy supply of benthic eukaryotes is dependend on bacterial production, which is very low due to the availability of mainly 'old' material. Survival during these starvation periods is dependant on adoption of strategies such as reduced metabolism, dormancy and formation of resting stages. Most sediment bacteria for example adapt to low nutrient levels (MORITA, 1979) by reducing their metabolism in times of nutrient deficiency (see HENIS, 1987 for a review of the survival and dormancy of microorganisms). Metabolic measurements of 3 benthic foraminifera species presented in this study feature high seasonal fluctuations, suggesting similiar survival strategies. DeLACA (1986) emphasized that in measuring the biomass of benthic rhizopods, estimates based on ATP analysis refer only to protoplasmic biomass. The extreme fluctuations in ATP content presented in this study indicate that there might be no constant relationship between protoplasmic biomass and ATP in deep-sea foraminifera. As great care was taken for an immediate homogenization of the specimens insufficient extraction efficiency can be excluded. Large fluctuations in values between

individuals reveal that the inner volume of the foraminiferal test is not always entirely filled with plasma. Substantial variations in the plasma content of foraminiferal tests are already known (NUGLISCH, 1985; ALTENBACH, 1987) and have been attributed to ecological effects. Observations on *Elphidium crispum* (MYERS, 1942) indicate a seasonal effect on plasma content; upto February the plasma was retracted and it was not until March that the younger chambers of the tests were refilled with plasma.

Benthic foraminifera are apparently capable of metabolizing their own protoplasm in times of starvation, i.e. the plasma content of the test is influenced by nutritional status. ATP measurements reflect these physiological fluctuations in body mass, indicating that ATP content is only a measure of metabolically active protoplasm.

Another explanation for fluctuations in ATP content is a dephosphorylation of ATP to ADP and AMP in periods of starvation. This would be energetically economical, avoiding the need to maintain a high ATP level. Additionally, maintaining a high AMP level allows the cell to retain the ability to react rapidly responding to events like sudden pulses of food. Indications for such a physiological 'awakening' reaction will be reported elsewhere.

Norwegian continental margin

In contrast to the deep-sea, on the continental margin a closer coupling of pelagic production and benthic processes due to shallower water depths can be assumed. In the Norwegian Coastal Current primary production amounts to $90-120 \text{ g org.C} \times \text{m}^{-2} \times \text{yr}^{-1}$. Most of this is produced during the spring bloom (April to

June) with an elevated primary production of $4.5 \text{ g org.C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (REY, 1980). Thus the supply of fresh organic material in the biotope of *Rupertina stabilis* and *Rhabdammina abyssorum* is seasonal (LUTZE and ALTENBACH, 1988). On the other hand this slope position is known for shifting water masses, where benthic enrichment by vertically and horizontally transported particles is thought to take place. Together with cold winter water cascades (RUMOHR) and relatively strong bottom currents this biotope is influenced by intensive lateral advection that favours suspension feeding. The ATP content of *Rupertina stabilis*, a highly adapted suspension-feeding foraminifer, showed only slight seasonal fluctuations in comparison with *Rhabdammina abyssorum*. On the other hand a seasonal doubling in values of heat production, oxygen consumption and ATP turnover rate occurred in this species. This indicates that *Rupertina stabilis* is capable of maintaining a high and relatively constant protoplasm content throughout the year. In periods of low food it reduces only the ATP turnover rate, which even in summer is considerably lower than that of the other species. This is supported by a comparison between 'potential' and 'real' oxygen consumption values. In August both values coincide, indicating that the metabolic potential was almost entirely exploited, whereas in February the real metabolic activity was half that of the potential.

Thus *Rupertina stabilis* seems to be optimally adapted in its functional morphology and metabolism to a biotope, where practically the whole year through particles are horizontally carried past it.

Rhabdammina abyssorum lacks this high degree of morphological adaptation. Measurements of its energy metabolism point to the

existence of a different survival strategy. This is indicated by large (upto 10-fold) seasonal fluctuations in ATP content and heat production. The ATP turnover rate, however, is maintained at a high, relatively constant value as cited in the literature for bacteria (i.e. seconds). Such a rapid turnover allows the foraminifera to take quick advantage of a sudden nutrient input, although this state of readiness is maintained at the cost of the cells' protoplasm, which is consumed during starvation periods.

Vøring Plateau and deep-sea basins

The dominant foraminifera species on the Vøring Plateau *Cribr stomoides subglobosum* and *Pyrgo murrhina* feature a life strategy comparable to that of *Rhabdammina abyssorum*. The ATP turnover rates of *Pyrgo murrhina* are on a even but higher niveau compared to *Rhabdammina abyssorum*.

At 2 permanent stations on the Vøring Plateau the benthic community reacted to a food pulse (GRAF, 1988). In the sediments of the shallower station in 960 m water depth chlorophyll *a* was already detected in the beginning of May 1986. At the end of June 1986 a doubled rate of sediment oxygen consumption was measured at the station in 1430 m water depth (GRAF, 1989). In July 1986 a distinct maximum in ATP content, heat production and oxygen consumption of *Pyrgo murrhina* from 3276 m water depth was found. The greater water depth explains the time delay of the sedimentation and of a possible reaction of *Pyrgo murrhina*. *Cribr stomoides subglobosum* from the Vøring Plateau twice showed increased levels in ATP content above background values. The first in June 1986 at Sta M61 (1245 m) is in agreement with the sedimentation event described above. The second was measured

at the same station in August 1988. During this time a massive occurrence of heterotrophic pteropods caused a high grazing pressure in the pelagial initiating the end of the pelagic summer population (BATHMANN *et al.*, manuscript). Increased sedimentation was observed by means of drifting sediment traps on August 19th reaching a peak in particle flux of 600 mg dry weight * m⁻² * d⁻¹ on August 22nd 1988. Sediment in 1245 m water depth was sampled on August 30th and it can be assumed that the first particles of this food pulse had just reached the sediment surface.

East Greenland Current

In 1987 investigations in the East Greenland Current were started with deployment of a moored multiple sediment trap. Due to the Arctic origin of the East Greenland Current Arctic pelagic communities can be expected. Different mechanisms and processes compared to the Vøring Plateau, which is influenced by the Atlantic and the Norwegian Coastal Current, might lead to the sedimentation of qualitatively different particles. The seasonal ice covering causes additionally a more stable stratification in the euphotic zone and thus a different sedimentation pattern than on the Vøring Plateau.

In September 1988 a diatom bloom was established at the ice edge, which sedimented at the permanent station (Sta M537) after wind induced backdrawing of the ice. *Pyrgo murrhina* showed an increase in ATP content and for *Cribristomoides subglobosum* the highest ATP-and ETS-values were measured. Whether the metabolic activity of species from East Greenland Current sediments is generally higher than on the Norwegian side, can not be answered at present. The ATP content of *Rhabdammina abyssorum* showed no

significant difference between individuals from the East Greenland and the Norwegian continental margin.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to A.N. Antia, A.V. Altenbach, S.A. Gerlach and G. Graf for critical reading of the manuscript. The study was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft and is publication No. 92 of the Sonderforschungsbereich 313.

REFERENCES

- ALTENBACH, A.V. (1985): Die Biomasse der benthischen Foraminiferen Auswertung von "Meteor"-Expeditionen im östlichen Nordatlantik. - Dissertation, Univ. Kiel.
- ALTENBACH, A.V. (1987): The measurement of organic carbon in Foraminifera. - J. Foram. Res. 17: 106-109.
- ALTENBACH, A.V., SARNTHEIN, M. (1989): Productivity record in benthic foraminifera. - In: Berger, W.H., Smetacek, V.S., Wefer, G. (eds.), Productivity of the ocean: present and past. John Wiley and Sons Limited, pp. 255-269.
- BARNETT, P.R.O., WATSON, J., CONELLY, D. (1984): A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf bathyal and abyssal sediments. - Oceanol. Acta 7: 399-408.
- BASOV, I.A. (1974): Biomass of benthic Foraminiferids in the region of the South Sandwich Trench and Falkland Islands. - Oceanology, (Okeanologiya, Transl. by American Geophy. Union) 14: 277-279.
- BASOV, I.A., KHUSID, T.A. (1983): Biomass of benthic Foraminifera in sediments of the Sea of Okhotsk. - Oceanology, (Okeanologiya, Transl. by American Geoph. Union) 23(4): 489-495.
- BATHMANN, U.V., PEINERT, R., NOJI, T.T., BODUNGEN, v.B. (1989): Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the

Norwegian Sea. Prog. Oceanogr., in press.

BERNSTEIN, B.B., MEADOR, J.P. (1979): Temporal persistence of biological patch structure in an abyssal benthic community: Mar. Biol. 51: 179-183.

BILLETT, D.S.M., LAMPITT, R.S., RICE, A.L., MANTOURA, R.F.C. (1983): Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. - Nature 302: 520-522.

CHRISTENSEN, J.P., PACKARD, T.T. (1977): Sediment metabolism from the northwest African upwelling system. - Deep-Sea Res. 24: 331-343.

COULL, B.C., ELLISON, R.L., FLEEGER, J.W., HIGGINS, R.P., HOPE, W.D., HUMMON, W.D., RIEGER, R.M., STERRER, W.E., THIEL, H., TIETJEN, J.H. (1977): Quantitative estimates of the meiofauna from the deep sea off North Carolina, U.S.A. - Mar. Biol. 39: 233-240.

DeLACA, T.E. (1986): Determination of benthic rhizopod biomass using ATP analyses. J. Foram. Res. 16(4): 285-292.

GOODAY, A.J. (1988): A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea. - Nature 332: 70-73.

GNAIGER, E. (1980): Das kalorische Äquivalent des ATP-Umsatzes im aeroben und anoxischen Metabolismus. - Thermochem. Acta 40: 195-223.

- GRAF, G. (1987): Benthic energy flow during a simulated autumn bloom sedimentation. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 39: 23-29.
- GRAF, G. (1989): Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. - Nature 341: 437-439.
- GRAF, G., MARTENS, V., QUEISSER, W., WEINHOLZ, P., ALTENBACH, A. (1988): A Multicalorimeter for the study of heat production in marine sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 201-204.
- GRAF, G., BENGTTSSON, W. (1984): Heat production, activity of the elektron-transport-system (ETS), the ratio heat production/ETS activity, and ATP-turnover as useful tools in benthic ecological field studies. - Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 19: 249-256.
- GRAF, G., SCHULZ, R., PEINERT, R., MEYER-REIL, L.-A. (1983): Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight: I. Analysis of processes on a community level. - Mar. Biol. 77: 235-246.
- HENIS, Y. (ed.) (1987): Survival and dormancy of microorganisms. - John Wiley and Sons.
- HESSLER, R.R. (1974): The structure of deep benthic communities from central oceanic waters. In: Miller, C.B. (ed.) The Biology of the Oceanic Pacific, - Oregon State University Press, Corvallis, 79-93.

- HIMMS-HAGEN, J. (1976): Cellular thermogenesis. - A. Rev. Physiol. 38: 315-351.
- KENNER, R.A., AHMED, S.I. (1975): Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton. - Mar. Biol. 33: 119-127.
- LOCHTE, K., TURLEY, C.M. (1988): Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. - Nature 333: 67-69.
- LUTZE, G.F., ALTENBACH, A.V. (1988): *Rupertina stabilis* (Wallich), a highly adapted, suspension feeding foraminifer. - Meyniana 40: 55-69.
- LUTZE, G.F., Salomon, B. (1987): Foraminiferen-Verbreitung zwischen Norwegen und Grönland: ein West-Ost Profil.- Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel Nr. 6: 69-78.
- LUTZE, G.F., PFLAUMANN, U., WEINHOLZ, P. (1986): Jungquartäre Fluktuationen der benthischen Foraminiferenfaunen in Tiefsee-Sedimenten vor NW-Afrika. Eine Reaktion auf Produktivitätsänderungen im Oberflächenwasser. - "Meteor"-Forsch. Ergebn., C 40: 163-180.
- MEYER-REIL, L.-A. (1983): Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight: II. Analysis of benthic bacterial populations. - Mar. Biol. 77: 247-256.

- MEYER-REIL, L.-A. (1984): Seasonal variations in bacterial biomass and decomposition of particulate organic material in marine sediments.- Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 19: 201-206.
- MEYER-REIL, L.-A. (1986): Spatial and temporal distribution of bacterial populations in marine shallow water surface sediments. In: Lassere, P., Martin, J.-P. (eds.) Biogeochemical processes at the land-sea boundary. Elsevier, Amsterdam, pp. 141-160.
- MEYER-REIL, L.-A., GRAF, G. (1986): Seasonal development of bacterial communities in a coastal marine sediment as related to the input of organic material. Ifremer, Actes de Colloques 3: 55-59.
- MORITA, R.Y. (1979): Deep-sea microbial energetics. - Sarsia 64: 1-12.
- MYERS, E.H. (1942): A quantitative study of the productivity of the Foraminifera in the sea. - Proc. Americ. Philos. Soc. 85: 325-342.
- NUGLISCH, K. (1985): Foraminiferen - marine Mikroorganismen. - Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen Verlag, Wittenberg: 174p.
- REY, F. (1980): Primary production estimates in the Norwegian Coastal Current between 62°N and 72°N. - In: Saetre, R., Mork, M. (eds.) The Norwegian Coastal Current. - Proc. from the Norwegian Coastal Current Symp. Vol. II: 640-648.

RUMOHR, J. (1990): A high accumulation area on the continental slope off northern Norway and the conception of winter water cascades (Manuskript).

SMITH, K.L., JR., CLIFFORD, C.H., ELIASON, A.H., WALDEN, B., ROWE, G.T., TEAL, J.M. (1976): A free vehicle for measuring benthic community metabolism. - Limnol. Oceanogr. 21: 164-170.

SNIDER, L.J., BURNETT, R.R., HESSLER, R.R. (1984): The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. - Deep-Sea Res. 31: 1225-1249.

TENDAL, O.S., HESSLER, R.R. (1977): An introduction to the biology and systematics of Komokiacea (Textulariina, Foraminiferida). - Galathea Reports 14: 165-194.

TIETJEN, J.H. (1971): Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos off North Carolina. - Deep-Sea Res. 18: 941-957.

Tab. 1: Cruises, Location and depth of stations mentioned in the text

Date	station	GPI-nr.	latitude	longitude	depth [m]
"Poseidon" 119					
		16.07.-01.08.1985			
25.07.85	P301-3	23011-3	67° 04,36' N	7° 29,04' E	1252
25.07.85	P304-1	23013-1	67° 10,96' N	7° 12,20' E	1450
26.07.85	P309-1	23016-1	67° 45,43' N	9° 46,41' E	614
"Poseidon" 128/2					
		25.05.-08.06.1986			
26.05.86	P244-3	-	67° 39,09' N	5° 48,28' E	1430
"Meteor" 2/1					
		19.06.-02.07.1986			
23.06.86	M61-2	23038-2	67° 43,2' N	5° 53,8' E	1245
30.06.86	M83-2	23044-2	68° 14,4' N	2° 33,1' E	2398
"Meteor" 2/2					
		03.07.-16.07.1986			
04.07.86	M100	23051	66° 49,4' N	7° 57,3' E	606
05.07.86	M107-1	23058-1	69° 30,2' N	2° 59,5' E	3276
13.07.86	M125	23076	66° 20,7' N	6° 16,8' E	607
"Poseidon" 137					
		03.02.-20.02.1987			
13.02.87	P184	16370	67° 18,81' N	8° 37,99' E	804
13.02.87	P185	16371	67° 15,77' N	8° 43,38' E	601
"Poseidon" 141/2					
		17.10.-27.10.1987			
22.10.87	P1112-1	16045-1	67° 39,07' N	5° 46,92' E	1419
"Meteor" 7/3					
		25.07.-14.08.1988			
10.08.88	M451-1	23302-1	66° 53,1' N	8° 02,2' E	614
"Meteor" 7/4					
		16.08.-05.09.1988			
30.08.88	M533	23336-5	67° 44,1' N	5° 55,6' E	1243
02.09.88	M537	23338-2	72° 35,6' N	10° 29,1' W	2183
"Meteor" 7/5					
		07.09.-28.09.1988			
15.09.88	M568-2	23350-2	70° 23,6' N	19° 19,9' W	397

Table 2. Energy metabolism data of benthic foraminifera mentioned in the text (data per individuum)

Species	Station	Date	ATP content [ng]	Heat production [$10^{-7} \text{ J} \cdot \text{s}^{-1}$]	ATP t.o. rate [s^{-1}]	Oxygen consumption calculated from Hp and ETS [$\text{nl O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$]
<i>Rupertina stabilis</i>	P184	13.02.87	121.60 \pm 46.20	0.74	0.004	13.30
	M100	20.07.85	204.90 \pm 52.70			24.1 \pm 3.6
	M451	10.08.88	160.70 \pm 42.40	2.75	0.011	49.30
<i>Rhabdammina abyssorum</i>	P185	13.02.87	3.30 \pm 0.70	3.40	0.630	61.20
	P309	27.07.85	32.80 \pm 4.20	31.30	0.630	560.60
	M125	13.07.86		27.60 \pm 7.3		494.70 \pm 131.3
	M451	10.08.88	28.90 \pm 8.50	16.30	0.370	62.9 \pm 11.0
	M568	15.09.88	26.30 \pm 6.10			291.70
<i>Cribrostomoides subglobosum</i>	P244	26.05.86	0.40 \pm 0.20			1.2 \pm 0.3
	M61	23.06.86	1.76 \pm 0.78			
	P301	25.07.85	0.74 \pm 0.23			
	M533	30.08.88	1.43 \pm 0.53			3.0 \pm 0.2
	M537	2.09.88	8.24 \pm 3.88			21.0
	P1112	22.10.87	0.20 \pm 0.03	1.20	3.900	1.7 \pm 0.2
<i>Pyrgo murrhina</i>	P244	31.05.86	0.38 \pm 0.07			
	M83	30.06.86	0.50 \pm 0.17			
	M107	5.07.86	4.77 \pm 0.28	32.50	4.490	582.09
	M537	2.09.88	1.64 \pm 0.22			19.5 \pm 6.5
	P1112	22.10.87	0.27 \pm 0.04	2.11	5.480	37.83

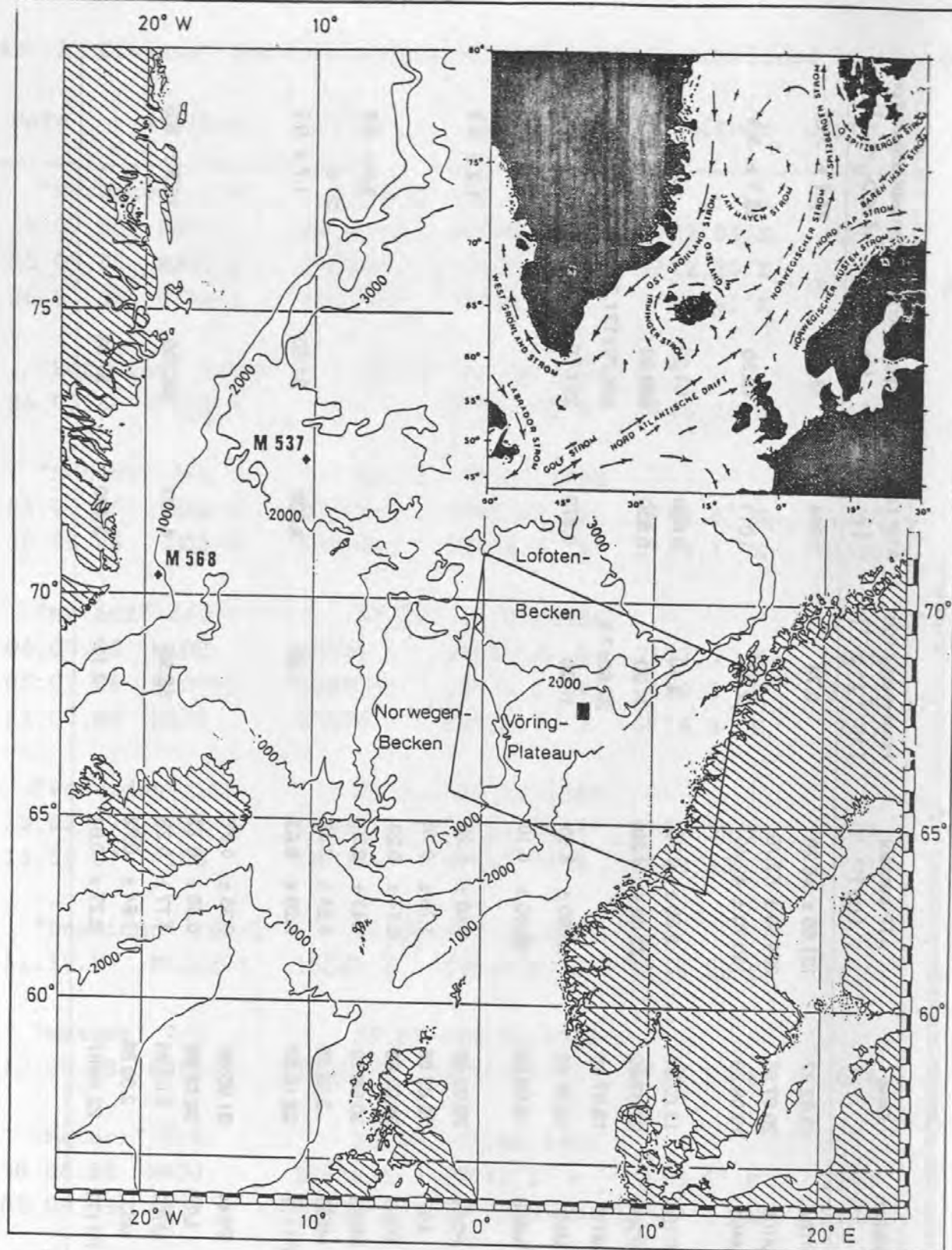


Fig. 1: Research area between the Norwegian shelf and the East Greenland shelf with the stations sampled in the East Greenland Current. A scheme of the surface currents and water masses is inserted.

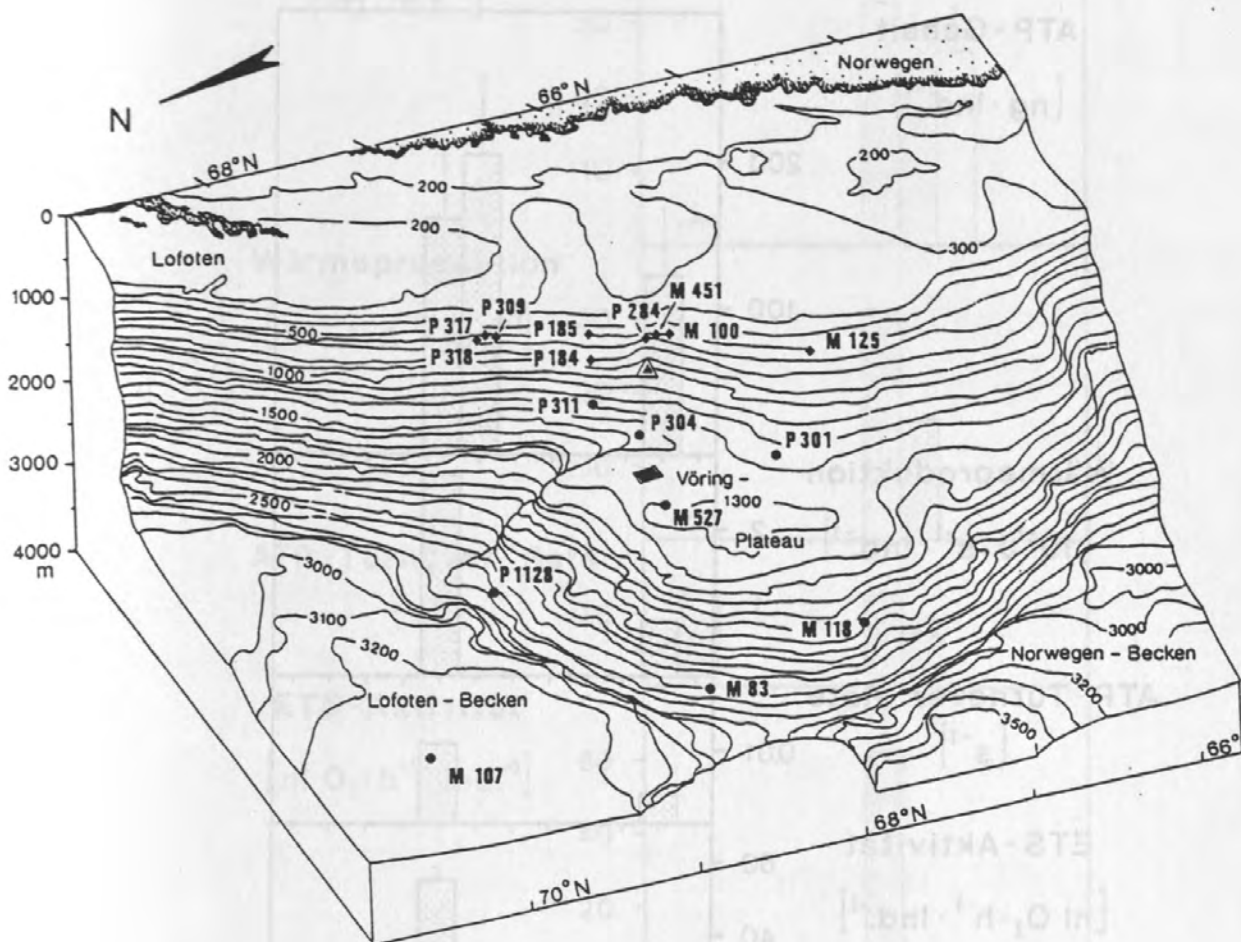


Fig. 2: 3 dimensional picture of the Norwegian continental margin
(changed from LUTZE and ALTENBACH, 1988).

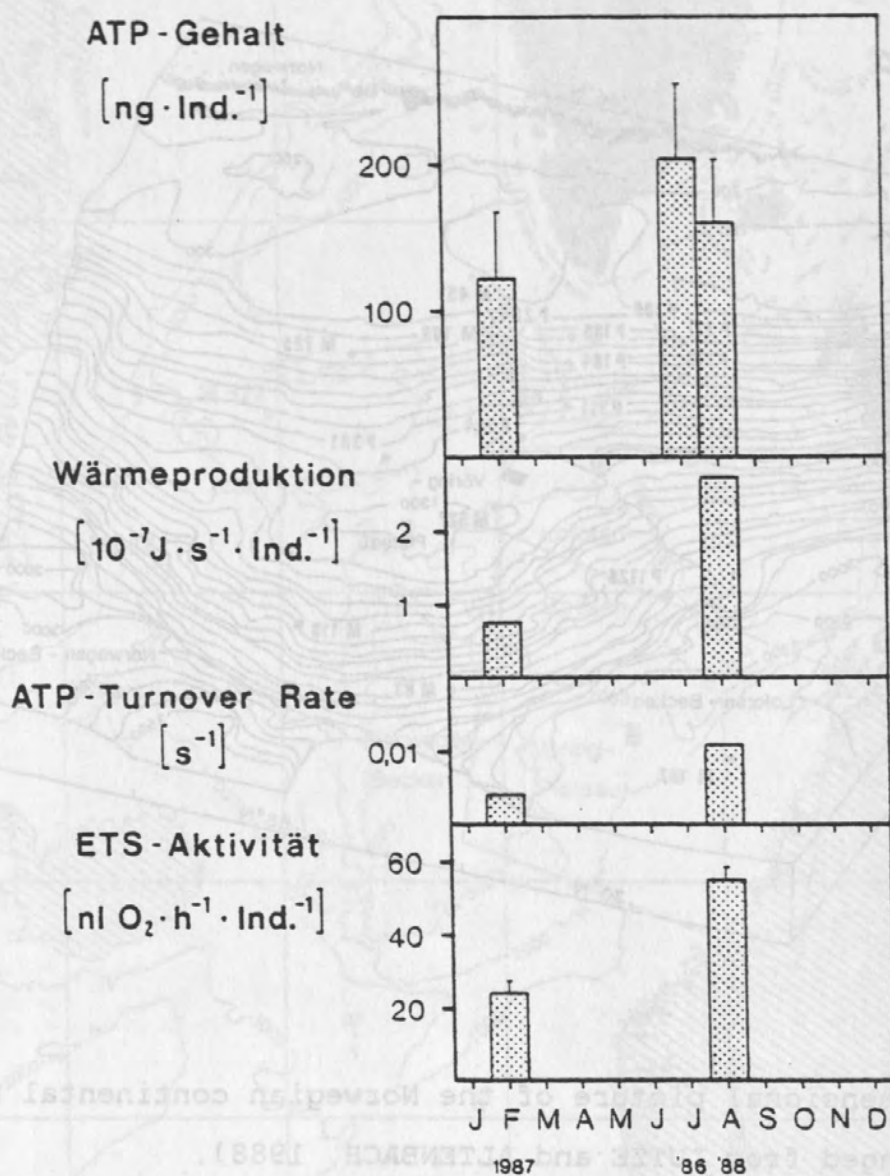


Fig. 3: Energy metabolism of *Rupertina stabilis*.

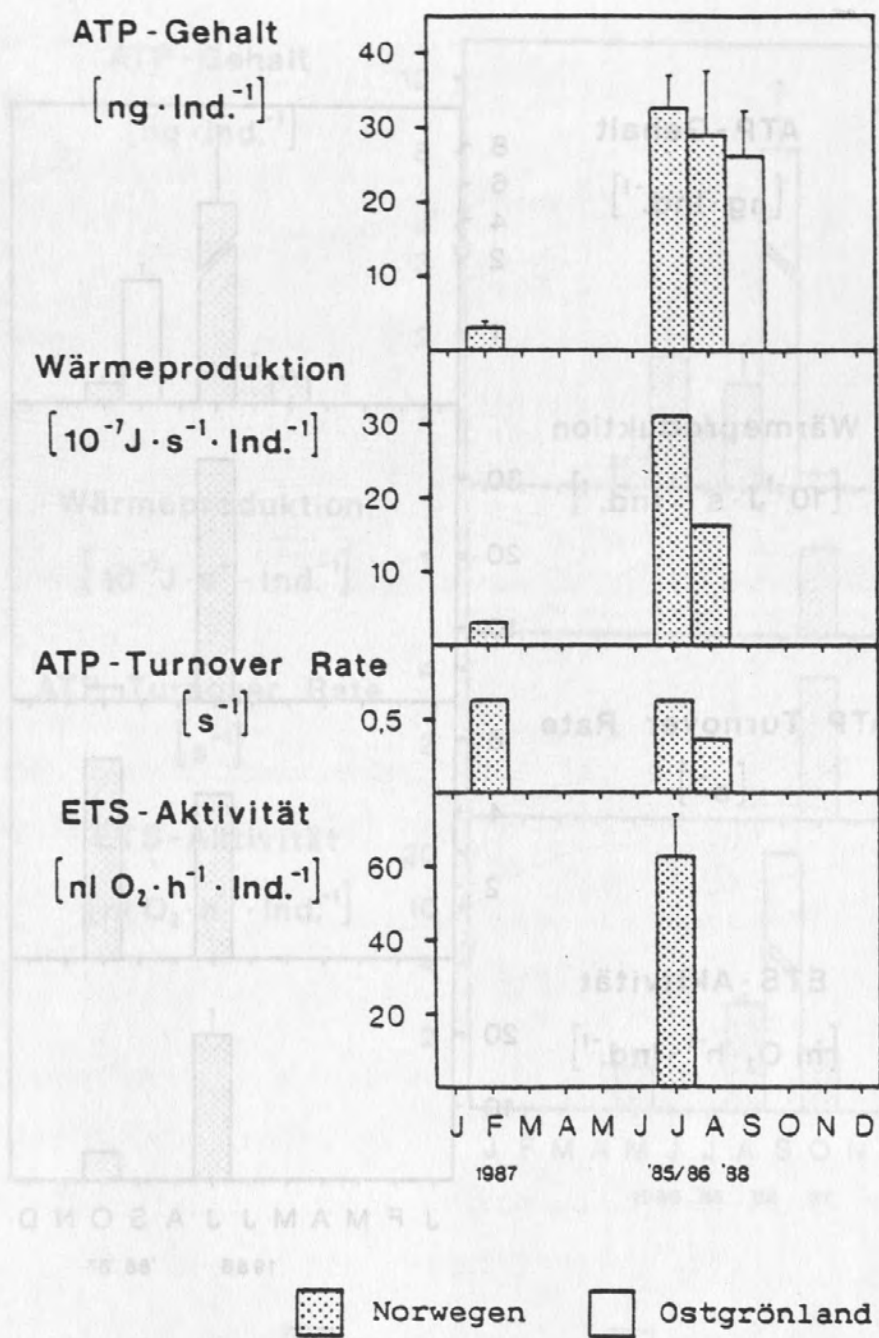


Fig. 4: Energy metabolism of *Rhabdammina abyssorum*.

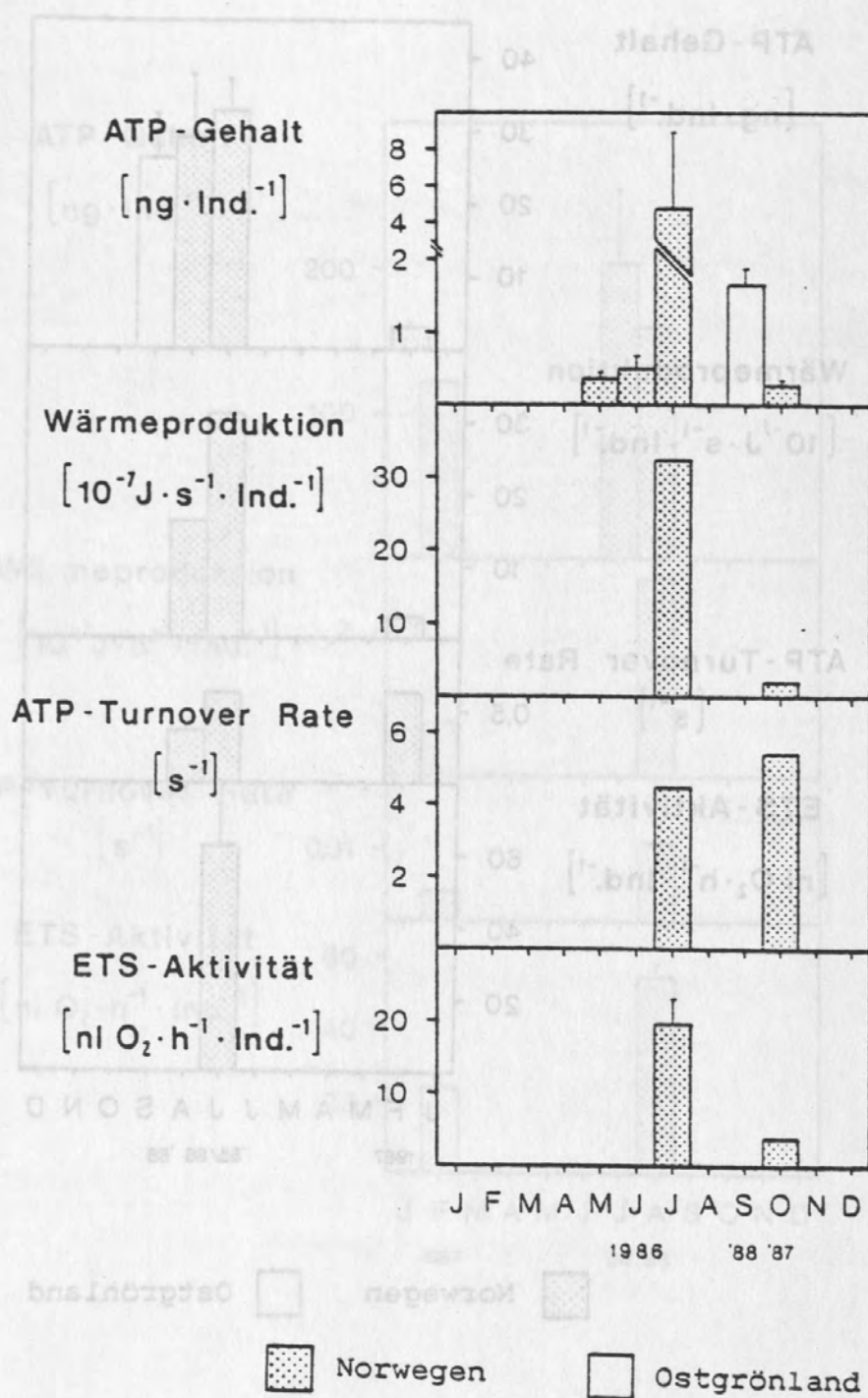


Fig. 5: Energy metabolism of *Pyrgo murrhina*.

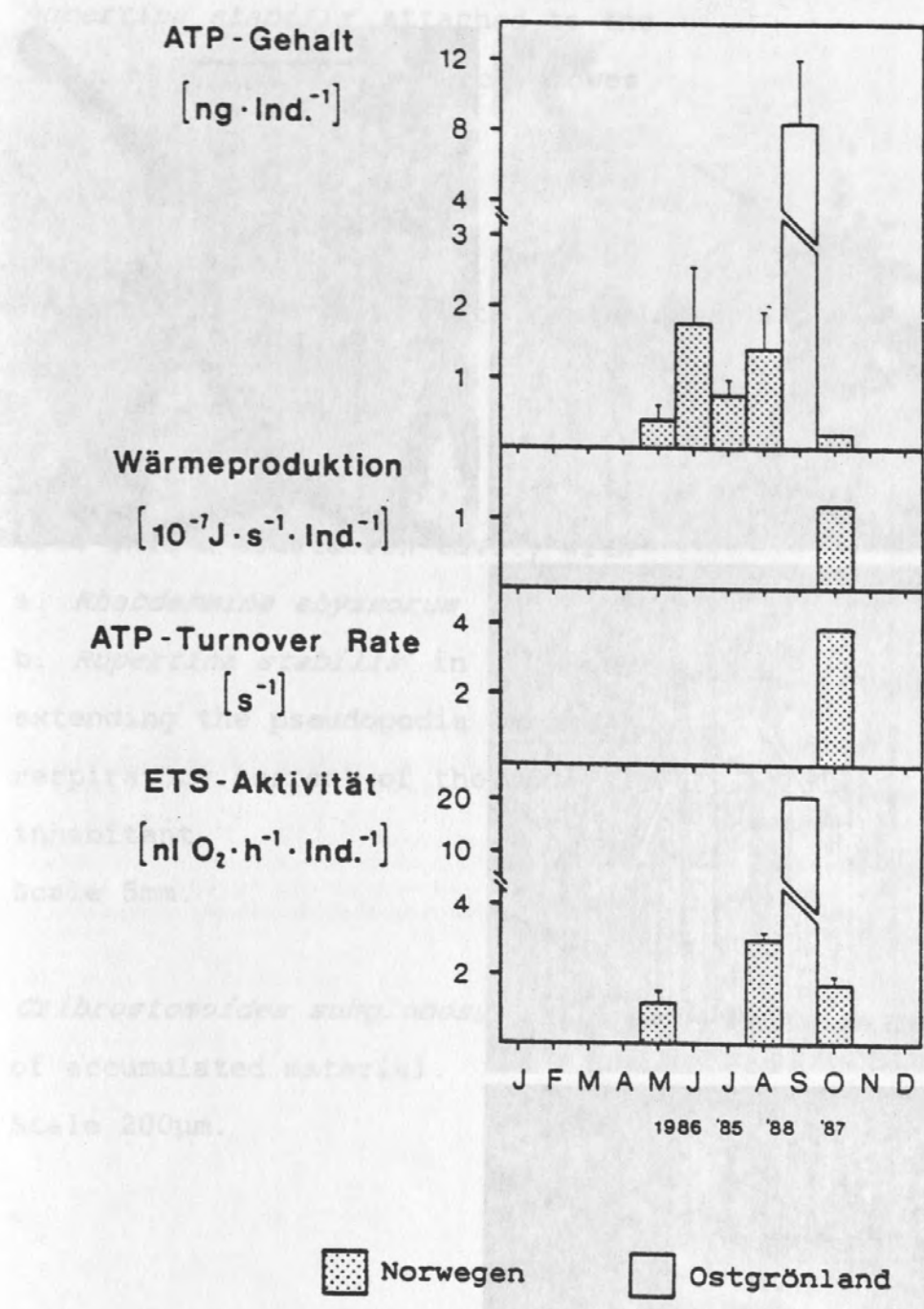


Fig. 6: Energy metabolism of *Cribrostomoides subglobosum*.

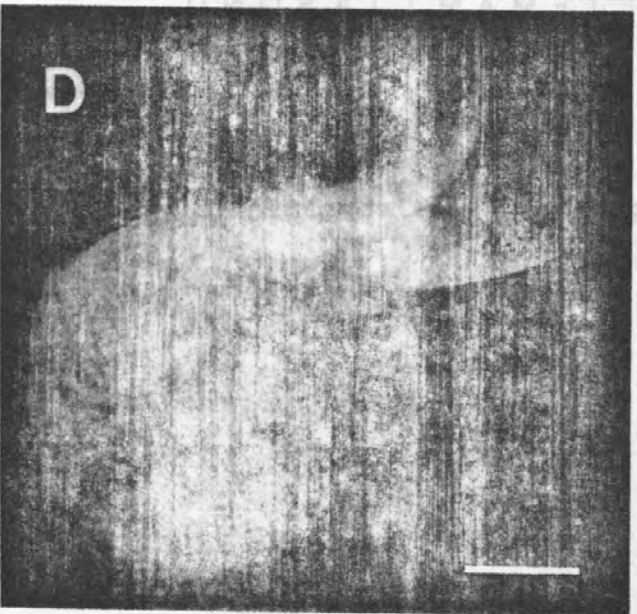
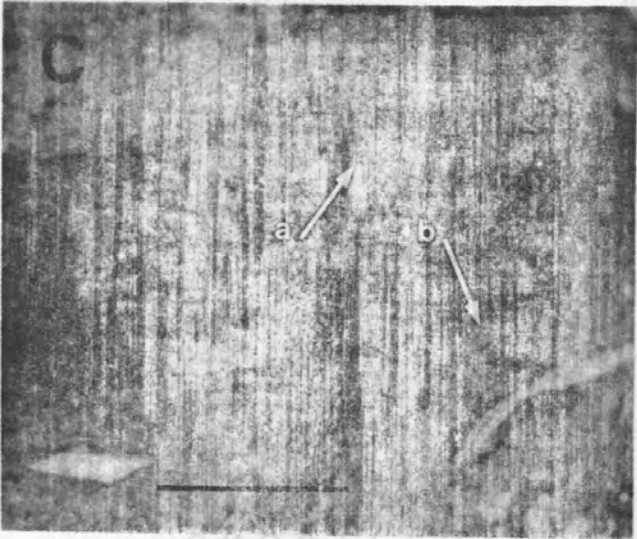
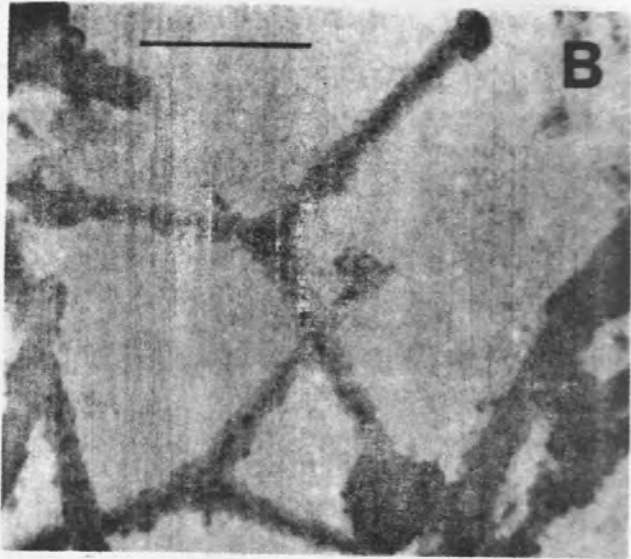
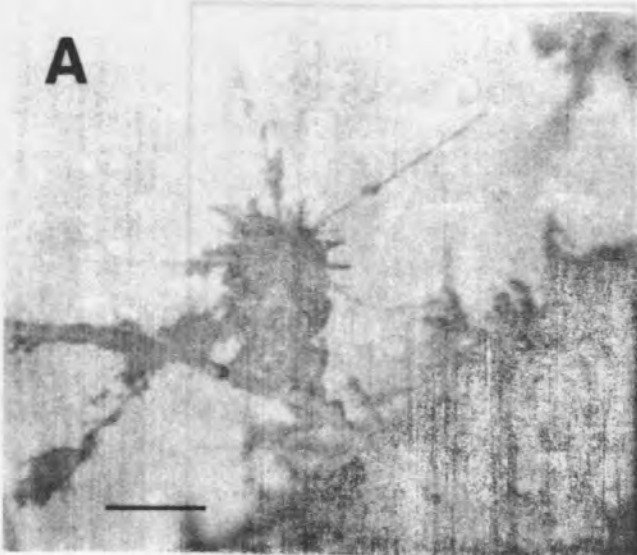


Plate 1.

- A. *Rupertina stabilis* attached to the stalk of a hydrozoan, which grows on a stone.

Scale 1mm.

- B. *Rhabdammina abyssorum* with accumulated detrital mater

Scale 5mm.

- C. View into a crustacean cavity with

a. *Rhabdammina abyssorum* and

b. *Rupertina stabilis* in its wall,

extending the pseudopodia into the respiratory current of the megafaunal

inhabitant.

Scale 5mm.

- D. *Cribrostomoides subglobosum* with a plug of accumulated material.

Scale 200µm.

Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.	34	1-6	Stuttgart, Juni 1990
---	----	-----	----------------------

Microorganisms in marine sediments: Considerations concerning activity measurements

By LUTZ-AREND MEYER-REIL

With 3 figures in the text

Abstract

The measurement of microbial activities in marine sediments suffers from both, an insufficient consideration and knowledge of benthic microbial life characteristics and an uncritical application of methods to the sediment environment.

This paper illustrates that sediments are highly complex environments the activity of which is based on the extracellular enzymatic decomposition of particulate organic material. The information available calls for the use of undisturbed sediments in activity measurements and a critical application of methods. Furthermore, new approaches are needed to follow microbial activity responses in the sediment environment.

Ecological Aspects of Enzymatic Activity
in Marine Sediments

Lutz-Arend Meyer-Reil

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel
Marine Mikrobiologie
Düsternbrooker Weg 20, 2300 Kiel 1, FRG

Running title: Enzymatic activity in marine sediments

Abstract

Although it is generally accepted that the enzymatic decomposition of particulate organic material is the initial and rate-limiting step in the organic carbon oxidation in sediments, microbiologists only quite recently became aware of the importance of the measurement of enzymatic activity.

This article concentrates on ecological aspects of enzymatic activity in marine sediments. Special attention is paid to the following topics: application of dye-labelled particulate and soluble substrates for enzymatic activity measurements, localization and function of extracellular enzymes, spatial distribution of enzymatic activity in sediments, and regulation of enzymatic activity and its impact on the stimulation of microbial cell metabolism.

From discussing the above mentioned topics, it becomes obvious that our present understanding of the role of enzymes in the cycle of organic matter in sediments is very limited. For future research, some of the most urgent questions are emphasized.

Introductory remarks

The supply with organic material is a key factor determining structure and activity of benthic microbial communities. The overwhelming portion of the organic matter entering the sediment via sedimentation is particulate organic carbon which has to be extracellularly decomposed by enzymes prior to incorporation into microbial cells. The enzymatic hydrolysis of higher molecular weight material is considered to be the rate-limiting step in the organic matter oxidation in sediments (Billen 1982; Meyer-Reil 1987 b). The decomposition processes are controlled by microbial (exclusively bacterial?) extracellular enzymes which degradate polymeric compounds making oligomeric substrates available for the uptake into microbial cells. If the hydrolysis products are not taken up directly, they are fed into the pool of dissolved substrates in sediments. Through microbial attack of particulates, refractory organic carbon becomes more easily assimilable for higher trophical levels (Meyer-Reil 1983).

The direct measurement of enzymatic activity by chemical analysis of the degradation products in natural ecosystems is usually limited by a number of methodological problems (e.g. unknown spectrum and composition of natural substrates and decomposition products, incorporation of metabolic products into microbial biomass). Therefore radioactive or dye-labelled model substrates represent useful tools in the study of enzymatic activity in sediments.

In the frame of this article only dye-labelled substrates will be considered. Extra-cellular enzymes as opposed to intra-cellular enzymes are defined as those acting outside the cell, however, they may be localized on the outer cell membrane. The term exo-enzyme as

opposed to endo-enzyme will be restricted to the characterization of the location of enzymatic hydrolysis. Exoenzymes attack polymers at terminal locations thus liberating oligomeric or monomeric substrate subunits. Endoenzymes cleave the central structure of polymers thus liberating relatively large units. According to the definitions given above, an enzyme that is bound to the outer cell membrane and solubilizes small subunits from biopolymers has to be characterized as extracellular exoenzyme in the strict sense. However, as it will become evident from the discussion below, our limited knowledge on enzymes acting in natural sediments does not allow their unequivocal characterization according to their localization and mode of attack.

This article summarizes ecological aspects of enzymatic activity in marine sediments. Beside the methodological approach, observations on the localization of enzymes, their spatial distribution, and the regulation of enzymatic activity will be discussed. From these presentations it will become obvious that our present knowledge on the functioning of enzymes in natural sediments comprises a narrow range of casual observations and measurements far away from a detailed understanding of the enzymatic processes controlling organic matter degradation.

Methodological approach

Although dye-labelled particulate enzyme substrates have been available for some time, they have not been extensively used in ecological studies (e.g. Kim and ZoBell 1974; Little et al. 1979; Meyer-Reil 1981; 1983). Recently, the dye-labelling of structural biopolymers with "reactive" covalent-bound dyes has been proposed by Reichardt

(1986, 1988) as a simple method to label natural substrates for measuring their enzymatic solubilization. The decomposition process can be easily followed by increases of absorbance resulting from the release of soluble stained hydrolytic products. The advantage of this method is that a broad spectrum of both, chemical defined and complex natural substrates, can be stained with reactive dyes. However, as pointed out already by the author, the assays have to be carefully standardized with regard to concentration and particle size of the substrate, extraction of enzymes from the sediment and adsorption of dissolved reaction products to sediment particles. As own investigations using commercially available particulate dye-labelled substrates (Amylopectin Azure, Hide Powder Azure) have shown, microbial colonization is a prerequisite for the hydrolytic attack in natural sediments. This observation provides a possible explanation for the dependence of the hydrolysis rate on substrate particle size reported by Reichardt (1988).

Beside the above mentioned dye-labelled particulate substrates, soluble fluorogenic analogs of organic substrates have been applied to natural sediment samples (King 1986, Meyer-Reil 1986, 1987 a). Among these substrates, fluoresceindiacetate (FDA) and methylumbelliferyl (MUF) derivatives of various organic compounds are probably most commonly used. Whereas the dye-derivate is relatively nonfluorescent, the hydrolytic degradation product is highly fluorescent thus facilitating the sensitive determination of enzymatic hydrolysis rates within short incubation time.

FDA is hydrolyzed by nonspecific esterases (e.g. phosphatase, lipase, carbohydrate and protein-degradating enzymes) resulting in fluo-

rescein release. The fluorogenic ester has been used to estimate microbial biomass on coniferous needle surfaces (Swisher and Carroll 1980) as well as to follow total microbial activity in soil and litter (Schnürer and Rosswall 1982). The penetration of FDA into microbial cells and its intracellular hydrolysis is still under discussion (e.g. Lundgren 1981; Chrzanowski et al. 1984). As pointed out by the latter authors, the outer membrane of heterotrophic gram-negative bacteria reveals a low permeability for the fluorogen thus restricting the use of FDA as a vital stain for microorganisms to environments dominated by eucaryotes and gram-positive bacteria. In own investigations, the hydrolysis of FDA has been proved as a useful assay to assess very quickly the hydrolytic potential of unknown sediments especially those with relatively low enzymatic activity (cf. below). However, as mentioned above it can not be distinguished between an extra- or intracellular hydrolysis. Parallel analysis of the sediments by epifluorescence microscopy revealed a low percentage (usually far less than 10% of the acridine orange counts) of weakly greenish fluorescent bodies (bacteria?). This observation would indirectly support the findings of Chrzanowski et al. (1984).

MUF substrates are regarded to be hydrolysed extracellularly. For a detailed discussion of the composition and application of MUF- and related substrates compare Hoppe (1983), Somville and Billen (1983), Somville (1984) and Rego et al. (1985). The specificity of the MUF-substrates needs further attention. By using commercially available enzymes, it could be shown that MUF substrates are generally less specifically decomposed as it was previously thought (Meyer-Reil, unpublished results).

By applying to sediments, the nature and concentration as well as the application of the above mentioned model substrates have to be considered.

Since the major portion of the input of organic material into sediments is particulate carbon, soluble model substrates may not adequately reflect the enzymatic hydrolysis processes in sediments (compare additional remarks on the access of soluble substrates to the organic matrix discussed below). On the other hand, particulate dye derivatives may simulate best the particulate nature of the organic material settling to the sea floor. However, problems arise from the distribution of the particulate substrates in intact sediments as well as from the relatively long incubation time required (hours to days).

Special attention has to be paid to the concentration of the model substrates used in ecological studies. The use of relatively low substrate concentrations appears preferable from the ecological point of view. However, it has to be considered in enzymatic investigations that the concentration and the spectrum of natural substrate analogs are mostly unknown, and therefore it is difficult to evaluate in advance which concentration of the added substrate is actually low. Furthermore, limiting substrate concentration results in first order kinetics, the enzyme activity depending upon the substrate concentration. This makes a comparison of enzymatic activity in different sediments extremely difficult. Therefore, whenever possible, substrate concentration should be applied at saturation level so that the kinetics approach zero order and are no longer dependent upon substrate concentration. For a detailed discussion of the kinetic aspects of enzyme assays, the reader is referred to the excellent

article concerning phosphatase activity in soil by Malcolm (1983).

The application of enzyme substrates to sediments is still a problem. Generally, dissection and suspension of sediment horizons in seawater result in a considerable increase in microbial activity (including enzymatic hydrolysis) as compared to "undisturbed" sediments (cf. Meyer-Reil (1986) and literature cited therein). The explanation makes sense: in sediment slurries microhabitats are disturbed, chemical and biological gradients are diminished, and the substrate is evenly distributed, an argument which is probably most important. Based on the observed increase in activity measured following disturbance, a considerable potential activity has to be attributed to sediments. It should be considered that natural "disturbance" processes such as bioturbation or resuspension of sediments by currents may play an important role for the stimulation of microbial activity. For the assessment of enzymatic activity in undisturbed sediments, soluble enzyme substrates may be directly injected with a minimum of disturbance into intact sediment cores ("core-injection" technique; cf. Meyer-Reil 1986). The application of particulate enzyme substrates to individual sediment horizons, however, requires the preparation of sediment slurries. If still the investigation of particulate organic matter in intact sediments is desired, dye-labelled particulates should be added to the water overlying the sediment core. After the appropriate incubation time, the enzymatic hydrolysis may be followed by dissecting the sediment and analysing the released dye in the individual sediment horizons. By this approach beside the enzymatic degradation the transport of particulates may be followed. However, since the dye released through enzymatic hydrolysis undergoes diffusion in the interstitial water,

decomposition rates related to the individual horizons have to be interpreted with care.

The problem of proper controls to account for "non-biological" enzymatic activity arises especially in sediments. Treatment with chemicals (acetone, mercuric chloride, glutaraldehyde, formaldehyde) only partly inhibits enzymatic activities (Meyer-Reil 1981, 1986). This observation is of specific interest for the fixation of organic matter in sediment traps, which frequently are exposed in the water column for months. It can be expected that despite of fixation, enzymatic decomposition processes continue thus causing considerable changes in the composition of the organic material sampled. Fixation of sediments with heat results in a complete termination of enzymatic activity. Heat, however, destroys the structure of sediments thus altering their physical and chemical properties. It must be doubted that from heat-fixed sediments "controls" can be derived which allow the extrapolation to the enzymatic activity in intact sediments caused by non-biological "decomposition". If no proper controls can be obtained, enzyme assays should be run in time-course experiments from which the non-biological activity may be estimated by extrapolation of the activity curve to a zero time intercept (Meyer-Reil 1986).

The artificial substances used for enzymatic studies represent model substrates which are at the best analogs for a variety of naturally occurring substrates of unknown concentration and composition. Because of this, the microbial enzymatic hydrolysis rates measured describe potential activities. However, the rates measured reflect the pool of natural occurring enzymes which is the result of previous variations in concentration and composition of natural substrates.

At the present, the extrapolation of enzymatic activity measured by using artificial model substrates to natural decomposition rates is difficult due to the limited knowledge of concentration and spectrum of natural substrates which may react quite differently with regard to their individual kinetic characteristics.

Localization of extracellular enzymes

In procaryotes, extracellular enzymes are synthesized in cytoplasmic membrane-bound ribosomes and transported through the membrane by various mechanisms which allow the transport of charged proteins through the hydrophobic lipid layer (Burns 1978; Priest 1978). Dead and decaying organisms (algae, meio- and macrofauna) certainly contribute to the pool of extracellular enzymes in sediments as well. Their contribution to the pool of extracellular enzymes, however, is difficult to quantify.

Extracellular enzymes may be distributed in different compartments of the sediment: free "dissolved" in the interstitial water, bound to particles or cell surfaces. The concentration of extracellular enzymes free in the interstitial water is usually very low. This has to be seen in the light that enzymes that are excreted by microbial cells into the interstitial water are not of great use for the parent cells: the enzymes may diffuse away or undergo denaturation or decomposition. Most of the extracellular enzymes in sediments are bound to particles or cell surfaces. By adsorption to inorganic and organic particles, enzymes can be physically and chemically immobilized (Burns 1978; Ladd 1978). As adsorption site, the microbial slime layer (glycocalyx) is probably most important (Costerton et al.

1978). Enzymes adsorbed to particles may stabilize their activity and may resist microbial attack.

Burns (1980) describes the adsorption of enzymes to humic acid complexes, which are stabilized by binding to clay colloids. Based on a model, the author discusses the prospective importance of the enzyme-humic complex for the decomposition of organic matter in soil. A substrate may be hydrolysed by persisting enzymes. The product of the enzymatic hydrolysis may become available to bacteria by diffusion or the bacteria may react by positive chemotaxis. After taken up by the bacteria, the product may stimulate the synthesis and excretion of the appropriate enzyme. According to this hypothesis, enzymes persisting in soil would act as "starter" enzymes which "obviates the need for a microbe to continuously and wastefully produce exoenzymes" (Burns 1980).

It is difficult to image that enzymes that became trapped during the genesis of the organic matrix contribute to the degradation of higher molecular weight material due to the limited access of this material to the matrix. Investigations of the decomposition of organic material by epilithic microorganisms in streams have shown that preferentially higher molecular weight material became attached to the matrix. Only after this material was decomposed, low molecular weight substrates were adsorbed to the matrix (Ford and Lock 1987). Dispersion of sediments from the Kiel Bight by ultrasound resulted in an increase in hydrolytic activity (Kähler 1985; Meyer-Reil 1987 b). Interestingly enough, different groups of enzymes were stimulated differently. Whereas the activity of carbohydrate-decomposing enzymes was enhanced by 0-30%, the activity of proteolytic enzymes was

increased by 50-70%. From these observations it may be concluded that a high percentage of proteolytic enzymes was trapped within the matrix with limited access to dissolved organic substrates. Carbohydrate-decomposing enzymes, however, seem to be located preferentially on the surface of the matrix where they have access to dissolved organic substrates. From these observations, consequences may be derived for the application of dissolved substances as model substrates for measuring enzymatic activities in sediments (cf. above).

It can be expected that most of the organic material entering the sediments via sedimentation is preferentially decomposed by microbial cell-bound enzymes which gain contact with the substrate following microbial colonization (cf. diagram by Meyer-Reil 1989). However, nothing is known about the contribution of bacteria "free-dissolved" in the interstitial water versus bacteria attached to particles to the decomposition of particulates in sediments.

Rates of enzymatic hydrolysis in sediments are only partly inhibited by acetone, toluene, formaldehyde, glutaraldehyde or mercuric chloride, but completely inhibited by boiling of the sediment (cf. King 1986; Meyer-Reil 1989). The temperature optimum of hydrolytic enzymes (as determined with FDA as model substrate) in natural sediments was between 30 and 40 C, even for sediments from the permanent cold Norwegian-Greenland Sea. Freezing of the sediments did not significantly influence enzymatic activity. Hydrolytic enzymes were functioning over a broad range of salinities (0-35 ‰; Meyer-Reil and Köster, unpublished results). Based on these properties, the nature of the enzymatic response in sediments may be described as a "conservative" one.

Spatial distribution of enzymatic activity

Most recently, fine-scale investigations in sediments have demonstrated that interfaces are characterized by high enzymatic activity. These interfaces (e.g. sediment/water boundary, tubes and burrows of macrofauna, redox potential discontinuity layer) are generally known as zones of high microbial abundance and metabolism (e.g. Craven et al. 1986).

Sediment/water interface

Since sediments in deeper waters are exclusively dependent upon the nutrient supply from the water column via sedimentation, the major transformations of organic material occur at the sediment/water boundary. This becomes especially obvious in deep sea sediments which seem to be characterized by a rather episodic supply with organic material (e.g. Bender and Heggie 1984; Tsunogai and Noriki 1987). In these sediments the extracellular enzymatic degradation of particulate organic material is the key step in the decomposition process.

Surprisingly high hydrolytic activity rates were observed at a number of stations in the Norwegian-Greenland Sea around the island of Jan Mayen located in the fracture zone of the Mid Atlantic Ridge (Köster and Meyer-Reil, this book). The importance of the uppermost sediment layer for the decomposition of organic material becomes especially obvious from fine-scale investigations. In the 0 to 2.5 mm horizon- the direct contact zone with the water- the enzymatic hydrolysis rates were enhanced by more than two orders of magnitude over horizons only a few mm deeper. This extremely steep gradient in enzymatic activity is obviously closely related to a mass abundance of aggluti-

nated foraminiferans which densely colonized the sediment surface. The measurement of hydrolytic activity of individual foraminiferans confirmed this hypothesis. This may explain the unexpected magnitude and the steep gradient in hydrolytic activity which was never observed even in shallow water coastal sediments (cf. Meyer-Reil 1987 a). Parallel to the steep gradient in enzymatic potential, a pronounced fine-scale gradient in bacterial biomass was observed. Bacterial biomass peaked in the 0 to 2.5 mm horizon and decreased gradually with depth. A size fractionation of the bacteria by epifluorescence microscopy revealed that the larger volume of rod-shaped cells was mainly responsible for the high bacterial biomass observed in the uppermost sediment horizon (Meyer-Reil and Köster, manuscript in preparation). From these observations it becomes obvious that under certain ecological situations beside bacteria other groups of microorganisms (in this case foraminiferans) may contribute to or even control the pool of hydrolytic enzymes in sediments. Nevertheless, as demonstrated by the increase of bacterial biomass in the uppermost sediment horizon, bacteria may derive benefit from the decomposition of particulates by foraminiferans.

Other examples from shallow water coastal sediments confirm that the sediment/water boundary is characterized by high enzymatic activity. This is especially the case when sedimentation events have caused a nutrient enrichment of the sediment surface (Meyer-Reil et al. 1987 a). In shallow water sediments, however, the organic material entering the seafloor may be relatively quickly transported into deeper sediment horizons caused by physical and biological (bioturbation) processes (Meyer-Reil 1987 b). In this case, high enzymatic activity may occur in subsurface sediment horizons (cf. below).

Biogenic structures

Recent investigations have documented that tubes and burrow walls of macrofauna are zones of intensive microbial metabolism. This applies to the bacterial autotrophic fixation of carbon dioxide, mineralization of dissolved organic substrates, biomass production (thymidine incorporation) and enzymatic activity. The elevated microbial activity in connection with burrow walls of invertebrates could be attributed to physical disturbance of the sediment (Eckman 1985; Findlay et al. 1985) as well as to infaunal metabolism (Yingst and Rhoads 1980; Alongi and Hanson 1985).

Reichardt (1988) investigated the activity of protease, phosphatase and sulfatase at burrow walls of the lugworm in intertidal sediments of the North Sea. The author could show that phosphatase and sulfatase peaked in the burrow walls as compared to surface or subsurface sediments. Protease, however, revealed maximum activity in the fecal casts deposited by the worm at the sediment surface. It is difficult to decide where the hydrolytic enzymes are originated from. They may have been derived or even excreted by the worm. This is most likely for the protease, the activity of which was 3 to 5 fold higher in the fecal casts as compared to the burrow walls. Reichardt (1988) speculated that the excretion of protease through the gut of the worm could be a mechanism by which an essential biocatalyst is transported from subsurface to surface sediments which are the major enrichment sites for organic material. Köster and Meyer-Reil (this book) analysed the hydrolytic activity associated with macrofauna organisms in sediments of the Norwegian Sea. The authors could demonstrate that major decomposition processes of organic material in these nutrient

limited sediments occur in connection with biogenic structures.

Redox potential discontinuity layer

Of special importance for the early diagenesis of organic material in shallow water coastal sediments is the redox potential discontinuity layer which is characterized by the change from oxic to anoxic conditions. In this layer the use of different electron acceptors for the oxidation of organic material as well the chemoautotrophic oxidation of reduced compounds of anaerobic processes cause diverse microbial metabolic pathways. Fine-scale investigations of the redox potential discontinuity layer revealed at certain seasons of the year high hydrolytic activity which may even exceed the enzymatic activity observed at the sediment surface (Köster, unpublished data). Parallel measurements of the protein concentrations showed indeed an enrichment of organic material in this layer. As a possible reason for the subsurface enrichment of hydrolytic activity, it may be speculated that organic material may be transported by bioturbation into deeper sediment layers or that storms caused a mixing of the sediment surface thus depositing organic material in subsurface horizons. Enhanced microbial metabolism, however, directly influences the physico-chemical conditions (e.g. redox potential) of the sediments.

The influence of anaerobic conditions on the activity of hydrolytic enzymes is still under discussion. According to King (1986), glucosidase activity in intertidal marine sediments was insensitive to the presence or absence of oxygen. Own investigations in sediments of the Kiel Bight have shown that proteolytic enzymes may be inhibited during periods of anoxia in summer (Meyer-Reil 1983).

From the foregoing discussion of fine-scale distribution it becomes

obvious that like microbial biomass and activity, the enzymatic hydrolysis of polymers is rather unevenly distributed in sediments. The enrichment of enzymatic activity at interfaces may be easily overlooked if arbitrary depth intervals are analysed.

Regulation of enzymatic activity

Very little is known about the regulation of enzymatic activity and its impact on the stimulation of microbial metabolism (uptake of hydrolysis products, biomass production, cell division) in natural marine sediments, although these questions are of fundamental importance in understanding the cycle of organic matter.

Investigations have shown that the input of organic material into sediments of the Kiel Bight following the breakdown of phytoplankton blooms in spring and autumn caused an immediate response of enzymatic activity. Subsequently, microbial uptake of dissolved organic substrates, biomass production and eventually cell division were stimulated (Meyer-Reil 1983, 1987 a, b; Meyer-Reil et al. 1987).

Aspects of the relationships between the different manifestations of microbial activity were followed during a nutrient enrichment experiment in sediments from the Norwegian Sea (Köster and Meyer-Reil, manuscript in preparation). Deep sea sediments are best suited for nutrient enrichment experiments, because these sediments are generally nutrient-limited receiving only occasionally an input of organic material. Sediment cores were kept on board ship under simulated in-situ conditions with and without the addition of natural aged detritus. The input of organic material could be demonstrated by following protein concentration which started to increase in the top

centimeter of the sediment within one day after nutrient enrichment. The increase in protein concentration in deeper sediment horizons, however, was delayed by at least three days. Protein enrichment comprised the top three centimeters of the sediment. With a time lag of less than three days, enzymatic activity as analysed by the hydrolysis of fluoresceindiacetate was stimulated. This was especially obvious in the top centimeter of the sediment and decreased gradually with depth. However, only three days later, enzymatic activity had already decreased and with prolonged time course of the experiment, enzymatic activity leveled off. Similar curves demonstrating enzyme induction were obtained analysing the activity of protein-decomposing enzymes using leucine-methylcoumarinyl-amide as a model substrate.

Parallel measurements of the microbial incorporation of tritiated leucine in macromolecular cell compounds (a measure for protein synthesis) revealed within three days after nutrient enrichment a slight increase which comprised only the top centimeter of the sediment. The response in deeper horizons, however, was delayed by at least three days. The main stimulation of microbial biomass production was observed within six days after nutrient enrichment which was measurable down to a sediment depth of four centimeter. At the time of highest microbial biomass production, enzymatic activity was already considerably reduced. Parallel, the development of microbial numbers and biomass was followed by epifluorescence microscopy. Although the analysis is still in progress, preliminary results show that during the first three days of nutrient enrichment, cell numbers increased only insignificantly. A considerable increase, however, was observed in microbial biomass which was dominated by the increase in cell volume of rod-shaped cells. Interestingly enough, microbial

biomass production as measured by the incorporation of leucine in protein correlates with the increase in cell volume as determined by epifluorescence microscopy. An even stronger correlation exists between the average biomass per cell and the percentage of dividing cells.

Although a number of questions may be raised with regard to the experiment described, the results clearly demonstrate that the enzymatic response was inducible within a few days following nutrient enrichment (sediment temperature 1 C). The induction of enzymatic activity turned out to be the key process for the stimulation of microbial uptake of dissolved hydrolysis products. Subsequently, microbial biomass production and cell division were stimulated (Köster and Meyer-Reil, manuscript in preparation).

Conclusion

The enzymatic decomposition of organic material is the initial and rate-limiting step in the organic carbon oxidation in sediments.

However, our present knowledge of the enzymatic degradation is far away from a detailed understanding of the relevant processes.

For the measurement of enzymatic hydrolysis, dye-labelled particulate and soluble artificial as well as natural substrates are available.

However, by applying to sediments, the nature, concentration and mode of application of the substrates have to be considered. Dye-labelled particles may simulate best the particulate nature of the organic material entering the sediments via sedimentation. However, the enzyme assays have to be carefully standardized with regard to particle

size and concentration of the substrate as well as with regard to adsorption of the stained hydrolytic product to sediment particles.

Sediments are complex ecosystems characterized by strong gradients in chemical and microbiological parameters. The concentration of enzymatic activity at interfaces, such as the sediment/water interface, biogenic structures and the redox potential discontinuity layer, may be easily overlooked if arbitrary depth intervals are analysed.

Only very little is known about the localization and regulation of enzymatic activity in natural sediments. Most of the enzymes are bound to cell surfaces or adsorbed to particles. It can be expected that most of the particulate organic material entering the sediment via sedimentation is hydrolysed by cell-bound enzymes which gain contact to the substrate following microbial colonization. Experiments with nutrient-limited deep sea sediments have demonstrated that the enzymatic response is inducible within short periods of time. The induction of enzymatic activity turned out to be the key process in initiating microbial biomass production and eventually cell division.

At present, the extrapolation of enzymatic activity to natural activity is difficult due to the limited knowledge of concentration and spectrum of natural substrates. These compete for enzymes which may react differently dependent upon their kinetic characteristics.

Microbiologists have only recently become aware of the dynamics of enzymatic decomposition of organic material in sediments. In future research a number of problems have to be approached. Among these, investigations on the origin, localization and regulation of enzymatic activity are probably most urgently needed.

Acknowledgements

I am grateful to my students O. Charfreitag, H. Held and M. Köster for sharing and discussing their data with me. This work was supported by the German Research Council (Deutsche Forschungsgemeinschaft), publication no. 123 of the Joint Research Program at Kiel University (Sonderforschungsbereich 313).

Literature

- Alongi, D.M. and Hanson, R.B. 1985. Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food webs. II. Microbial responses, fate and composition of decomposing detritus. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 88: 167-182.
- Bender, M.L. and Heggie, D.T. 1984. Fate of organic carbon reaching the deep sea floor: a status report. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48: 977-986.
- Billen, G. 1982. Modelling the processes of organic matter degradation and nutrients recycling in sedimentary systems, pp. 15-52, in Nedwell, D.B. and Brown, C.M. (editors), *Sediment Microbiology*. Academic Press, London.
- Burns, R.G. 1978. Enzyme activity in soil: some theoretical and practical considerations, pp. 295-340, in Burns, R.G. (editor), *Soil Enzymes*. Academic Press, London.
- Burns, R.G. 1980. Microbial adhesion to soil surfaces: consequences for growth and enzyme activities, pp. 249-262, in Berkeley, R.C.W., Lynch, J.M., Melling, J., Rutter, P.R., and Vincent, B. (editors), *Microbial adhesion to surfaces*. Ellis Horwood Limited, Chichester.
- Chrzanowski, T.H., Crotty, R.D., Hubbard, J.G., and Welch, R.P. 1984. Applicability of the fluorescein diacetate method of detecting active bacteria in freshwater. *Microb. Ecol.* 10: 179-185.
- Costerton, J.W., Geesey, G.G., and Cheng, K.-J. 1978. How bacteria stick. *Sci. Amer.* 238: 86-95.

- Craven, D.B., Jahnke, R.A., and Carlucci, A.F. 1986. Fine-scale distributions of microbial biomass and activity in California Borderland sediments. *Deep-Sea Res.* 33: 379-390.
- Eckman, J.A. 1985. Flow disruption by an animal-tube mimic effects sediment bacterial colonization. *J. mar. Res.* 43: 419-435.
- Findlay, R.H., Pollard, P.C., Moriarty, D.J.W., and White, D.C. 1985. Quantitative determination of microbial activity and community nutritional status in estuarine sediments: evidence for a disturbance artifact. *Can. j. Microbiol.* 31: 493-498.
- Ford, T.E. and Lock, M.A. 1987. Epilithic metabolism of dissolved organic carbon in boreal forest rivers. *FEMS Microbiol. Ecol.* 45: 89-97.
- Hoppe, H.-G. 1983. Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 11: 299-308.
- Kähler, P. 1985. Mikrobiologische Untersuchungen an Sedimentprofilen der Ostsee in der Kieler Bucht (bei Boknis Eck). Diplomarbeit, Universität Kiel.
- Kim, J. and ZoBell, C.E. 1974. Occurrence and activities of cell-free enzymes in oceanic environments, pp. 368-385, in Colwell, R.R. and Morita, R.Y. (editors), *Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities*. University Park Press, Baltimore.
- King, G.M. 1986. Characterization of β -glucosidase activity in intertidal marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 51: 373-380.

- Ladd, J.N. 1978. Origin and range of enzymes in soil, pp. 51-96, in Burns, R.G. (editor), Soil Enzymes. Academic Press, London.
- Little, J.E., Sjogren, R.E., and Carson, G.R. 1979. Measurement of proteolysis in natural waters. Appl. Environ. Microbiol. 37: 900-908.
- Lundgren, B. 1981. Fluorescein diacetate as a stain of metabolically active bacteria in soil. Oikos 36: 17-22.
- Malcolm, R.E. 1983. Assessment of phosphatase activity in soils. Soil Biol. Biochem. 15: 403-408.
- Meyer-Reil, L.-A. 1981. Enzymatic decomposition of proteins and carbohydrates in marine sediments: methodology and field observations during spring. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5: 311-317.
- Meyer-Reil, L.-A. 1983. Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Western Kiel Bight. II. Analysis of benthic bacterial populations. Mar. Biol. 77: 247-256.
- Meyer-Reil, L.-A. 1986. Measurement of hydrolytic activity and incorporation of dissolved organic substrates by microorganisms in marine sediments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 31: 143-149.
- Meyer-Reil, L.-A. 1987 a. Seasonal and spatial distribution of extracellular enzymatic activities and microbial incorporation of dissolved organic substrates in marine sediments. Appl. Environ. Microbiol. 53: 1748-1755.

- Meyer-Reil, L.-A. 1987 b. Bakterien in Sedimenten der Kieler Bucht: Zahl, Biomasse und Abbau von organischem Material. Habilitationsschrift, Universität Kiel.
- Meyer-Reil, L.-A. 1989. Microorganisms in marine sediments: considerations concerning activity measurements. Fourth International Workshop on the Measurement of Microbial Activities in the Carbon Cycle in Aquatic Ecosystems. Ceske Budejovice, CSSR, in press.
- Meyer-Reil, L.-A., Faubel, A., Graf, G., and Thiel, H. 1987. Aspects of benthic community structure and metabolism, pp. 69-110, in Rumohr, J., Walger, E., and B. Zeitzschel (editors), Seawater-Sediment Interactions in Coastal Waters. Springer-Verlag, Berlin.
- Priest, F.G. 1984. Extracellular Enzymes. Aspects of Microbiology 9, Van Nostrand Reinhold (UK) Co. Ltd.
- Rego, J.V., Billen, G., Fontigny, A., and Somville, M. 1985. Free and attached proteolytic activity in water environments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 21: 245-249.
- Reichardt, W. 1986. Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. IFREMER, Actes de Colloques 3: 415-425.
- Reichardt, W. 1988. Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. Mar. Ecol. Progr. Ser. 44: 149-158.
- Schnürer, J. and Rosswall, T. 1982. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. Appl. Environ. Microbiol. 43: 1256-1261.

- Somville, M. 1984. Measurement and study of substrate specificity of exoglucosidase activity in eutrophic water. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: 1181-1185.
- Somville, M. and Billen, G. 1983. A method for determining exoproteolytic activity in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 28: 190-193.
- Swisher R. and Carroll G.C. 1980. Fluorescein diacetate hydrolysis as an estimator of microbial biomass on coniferous needle surfaces. *Microb. Ecol.* 6: 217-226.
- Tsunogai, S. and Noriki, S. 1987. Organic matter fluxes and the sites of oxygen consumption in deep water. *Deep-Sea Res.* 34: 755-767.
- Yingst, J.Y. and Rhoads, D.C. 1980. The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments, pp. 407-421, Tenore, K.R. and Coull, B.C. (editors), *Marine Benthic Dynamics*. University of South Carolina Press, Columbia.

Fine-scale distribution of hydrolytic activity associated with foraminiferans and bacteria in deep-sea sediments

L.-A. Meyer-Reil & M. Köster

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Marine

Mikrobiologie, Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel 1, FRG

It seems to be generally accepted that the sedimentation of detrital material from euphotic waters represents the most important contribution to the nutrient supply for deep-sea benthic communities¹⁻⁴. Very little is known, however, about the decomposition processes in the sediment as well as about the organisms involved. Among these, a key role in the turnover of organic carbon was attributed to bacteria⁵. Most of the organic material is oxidized in surface sediment horizons by oxygen and eventually secondary oxidants⁶ at rates much more rapidly than it was previously thought⁷⁻⁹. We report here the first evidence indicating pronounced fine-scale gradients of enzymatic degradation of organic matter in deep-sea sediments. These gradients coincided with the occurrence of dense populations of agglutinated epibenthic foraminiferans. Determinations of the enzymatic activity associated with individual organisms selected from the sediments confirm that the foraminiferans were the main contributors to the large pool of hydrolytic enzymes observed. Parallel analyses of bacterial biomass and production suggest that bacteria benefit from the metabolism of foraminiferans rather than being the main decomposers.

Sediments from the Jan Mayen Ridge (Norwegian-Greenland Sea; for station specification compare legend of Fig. 1) were withdrawn with a multiple corer and analysed for hydrolytic activity using fluoresceindiacetate (10), a fluorogenic model substrate which is decomposed non-specifically by intra- or extracellular esterases. These hydrolytic enzymes can be expected to be mainly responsible for the initial breakdown of higher molecular weight material in aquatic environments. Due to our limited knowledge of concentration and spectrum of natural occurring decomposable substrates, absolute enzymatic decomposition rates can not be extrapolated from the degradation of model substrates. However, the rates measured reflect the pool of natural occurring enzymes which is the result of previous variations in concentration and composition of natural substrates. Fine-scale analyses of sediment profiles revealed a pronounced gradient in enzymatic activity comprising almost two orders of magnitude within the top centimeter (Fig. 1). The enzymatic response measured was unexpectedly high for these permanent cold and generally nutrient-limited sediments. Even in coastal, nutrient-rich sediments, gradients in hydrolytic activity at the sediment surface were generally much less pronounced (own unpublished data).

Sediments from stations no. 549, 576 and 579 were characterized by high abundances of epibenthic agglutinated foraminiferans (according to A. Thies identified as genera *Hyperammina* and *Reophax*; dimensions approximately 1 cm in length and 0.2 cm in width) which densely colonized the uppermost sediment layer. Since at these stations, the enzymatic activity revealed strong gradients, we hypothesized that the foraminiferans were the main contributors to the large pool of hydrolytic enzymes observed. Parallel analyses of the enzymatic activity associated with individual foraminiferans selected from the

sediments confirmed this hypothesis. The hydrolytic activity of one living organism generally could already account for the activity measured in one cubic centimeter of material from the uppermost sediment horizon (foraminiferans embedded in sediment). However, as indicated by the reduction of plasma strings, most of the foraminiferans were inactive (dead?; Thies, personal communication). If analysed for hydrolytic enzymes, these inactive organisms revealed indeed very low enzymatic activity comparable to the activity measured in the surrounding sediment (ref. 11). It can be expected that the dynamics of the foraminiferal population are governed by the supply with organic material. This supports indirectly the observations of Gooday and Gooday and Lamshead (ref. 12, 13) suggesting that some deep-sea benthic foraminiferans bloom opportunistically when appropriate nutrients become available.

Since the differentiation between active and inactive foraminiferans by microscopic examination (after staining with Rose Bengal; ref. 14, 15) is problematic, the measurement of enzymatic activity associated with individual foraminiferans may offer an alternative, more reliable basis for rather quick differentiation.

For one representative station (no. 579) colonized by foraminiferans, additional biotic parameters were determined. Fine-scale analysis of the concentration of ATP gave no indication of increased biomass in the uppermost sediment horizon (Fig. 2 A). This supports the conclusion derived from microscopic observation and enzymatic measurements that most of the foraminiferans were indeed inactive.

Total bacterial number and biomass determined by epifluorescence microscopy revealed higher values in the top centimeter of the sediment as compared to horizons below. A size fractionation of the

bacterial population showed that the accumulation of bacterial biomass at the surface was mainly due to an increase in biomass of rod-shaped cells; the increase in biomass of cocci was much less pronounced (Fig. 2 B, C). It is hard to believe that the enrichment of bacteria by less than a factor of 2 in the uppermost sediment horizon could be responsible for the almost two orders of magnitude higher enzymatic activity.

Measurements of the incorporation of tritiated leucine into TCA-insoluble macromolecules showed that bacterial biomass production was almost homogeneously distributed within the top three centimeters of the sediment. Instead of an enrichment at the surface, the measurements rather suggest higher bacterial biomass production rates below the sediment surface (Fig. 2 D).

Because of the distance from terrestrial influence and the rather episodical supply with organic material the sediments investigated in the Jan Mayen Ridge can be characterized as deep-sea sediments. In these sediments, specific locations exist which allow the occurrence of dense populations of foraminiferans. These sites characterized by specific sediment properties must be favoured with regard to the supply with organic material. Epibenthic foraminiferans extend their plasma nets above the sediment surface. Through their feeding strategy, the organisms capture the settled detritus prior to reaching the sediment surface and prior to benthic bacterial attack. The digestion of the organic material in the foraminiferans is mediated by hydrolytic enzymes which are thought to be secreted into digestion vacuoles. The pool of these enzymes is obviously mainly responsible for the high hydrolytic activity measured at the sediment surface (dominated by foraminiferans) and associated with selected organisms. From the observations it can be derived that in the specific ecologi-

cal situation prevailing at the time of sampling, the main decomposition potential was associated with epibenthic foraminiferans. Bacteria may take advantage of the metabolism of foraminiferans. This could be through the uptake of metabolic products released by the foraminiferans or by the degradation of decaying organisms below the sediment surface. The immediate degradation at the surface without incorporation of the sedimented particles into the sediment may have an impact on the early diagenesis of organic material and its sedimentary record in deep-sea sediments.

Acknowledgements. We thank O. Charfreitag for carefully carrying out the radioisotopic analyses, A. Scheltz and G. Graf for help with ATP-measurements, and A. Thies for identification of foraminiferans. This work was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (Sonderforschungsbereich 313 at Kiel University).

Literature

1. Lochte, K. & Turley, C.M. *Nature* 333, 67-69 (1988).
2. Fowler, S.W. & Knauer, G.A. *Nature* 332, 70-73 (1988).
3. Tsunogai, S. & Noriki, S. *Deep Sea Res.* 34, 755-767 (1987).
4. Smith, K.L. Jr. *Limnol. Oceanogr.* 32, 201-220 (1987).
5. Rowe, G.T. & Deming, J.W. *J. Mar. Res.* 43, 925-950 (1985).
6. Bender, M.L. & Heggie, D.T. *Geochim. cosmochim. Acta* 48, 977-986 (1984).
7. Cole, J.J., Honjo, S. & Erez, J. *Nature* 327, 703-704 (1987).
8. Reimers, C.E. & Smith, K.L. Jr. *Limnol. Oceanogr.* 31, 305-318 (1986).
9. Graf, G. *Nature* 341, 437-439 (1989).
10. Schnürer, J. & Rosswall, T. *Appl. envir. Microbiol.* 43, 1256-1261 (1987).
11. Köster, M. & Meyer-Reil, L.-A. in *Proceedings of the 1st Workshop on Exoenzymes in Aquatic Environments* (ed. Chrost, R.J.) (in the press).
12. Gooday, A.J. *Nature* 332, 70-73 (1988).
13. Gooday, A.J. & Lambshead, P.J.D. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 58, 53-67 (1989).
14. Lutze, G.F. *Meyniana* 14, 43-47 (1964).
15. Bernhard, J.M. *J. Foram. Res.* 18, 143-146 (1988).
16. Pamatmat, M.M., Graf, G., Bengtsson, W. & Novak, C.S. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 4, 135-143 (1981).
17. Meyer-Reil, L.-A. *Mar. Biol.* 77, 247-256 (1983).
18. Thorn, P.M. & Ventullo, R.M. *Microb. Ecol.* 16, 3-16 (1988).
19. Wicks, R.J. & Robarts, R.D. *Appl. envir. Microbiol.* 54, 3191-3193 (1988).

Legend of the Figures

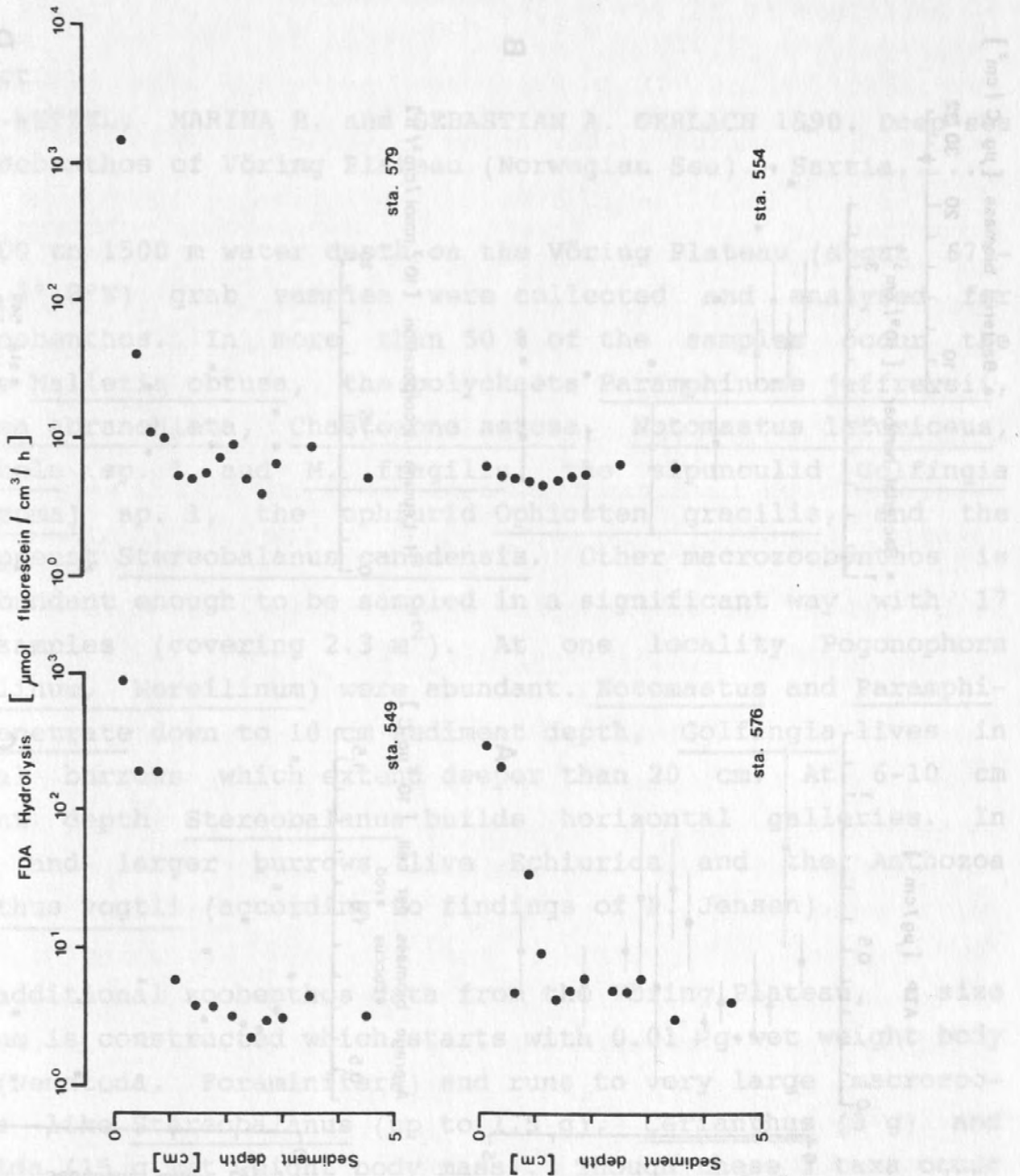
Fig. 1 Fine-scale variations of enzymatic hydrolysis of fluoresceindiacetate in sediment profiles from four stations located in the Jan Mayen Ridge (Norwegian-Greenland Sea; RV METEOR, cruise 7/5).

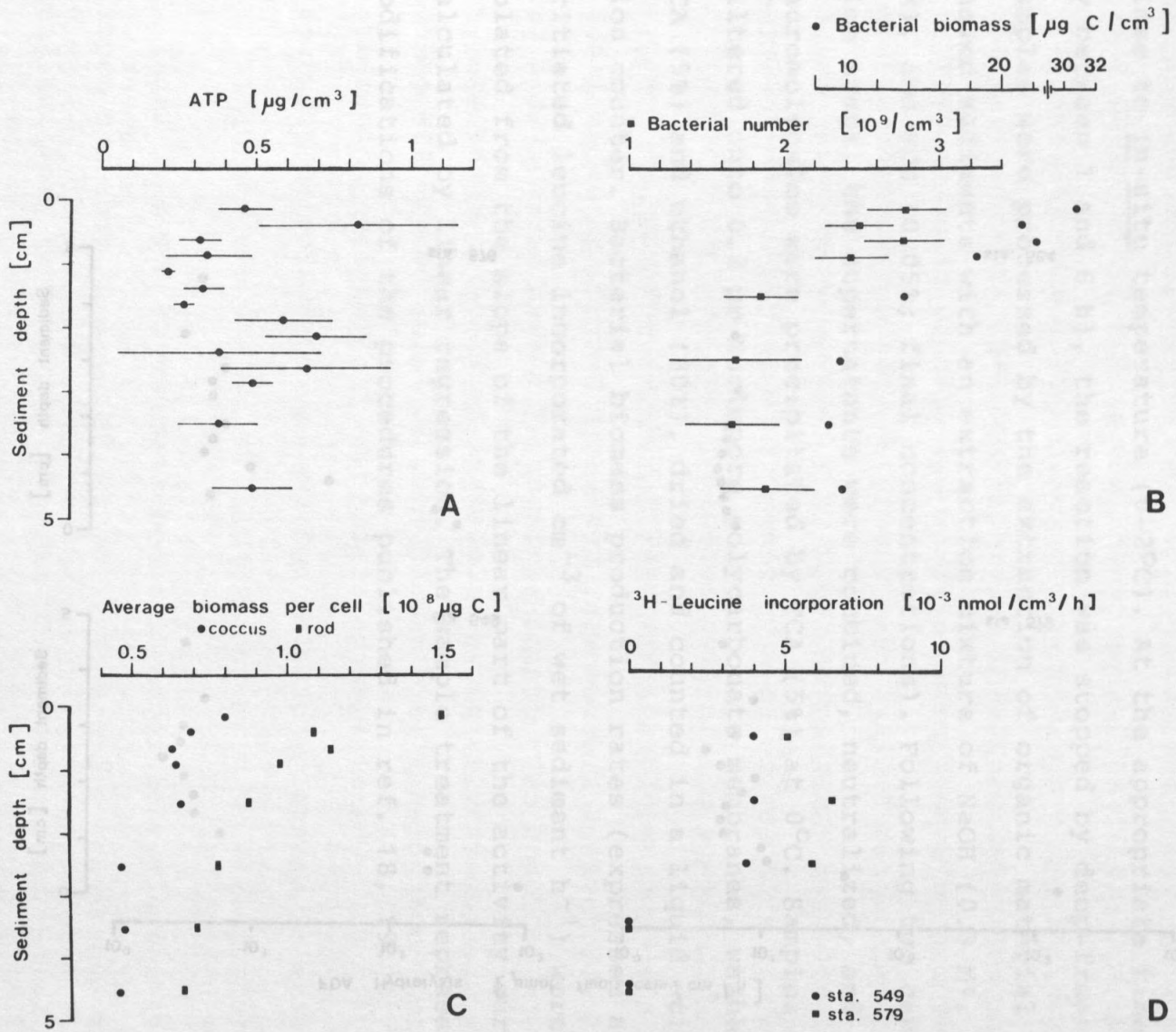
Station no. 549 (9/9/88; water depth 1735 m; $70^{\circ}57.4'N$; $5^{\circ}32.4'W$); station no. 579 (9/19/88; water depth 1735 m; $70^{\circ}57.4'N$; $5^{\circ}32.9'W$); station no. 576 (9/18/88; water depth 1745 m; $70^{\circ}20.1'N$; $10^{\circ}37.8'W$); station no. 554 (9/11/88; water depth 2409 m; $72^{\circ}12.7'N$; $12^{\circ}58.5'W$). Stations no. 549, 579 and 576 were colonized by foraminiferans.

500 μ l aliquots of dissected and diluted sediment (1:5 with filter-sterilized bottom water) were supplemented with 10 μ l of a solution of fluoresceindiacetate (4.8 mM) in acetone. The enzyme assays were run in time-course experiments (usually 4 incubation periods; duplicate samples) at close to in-situ temperature ($0-2^{\circ}C$). After centrifugation the release of the fluorescent dye was read in a spectrofluorometer (Kontron SFM 25; excitation 470 nm, emission 510 nm) against a standard of fluorescein. Enzymatic hydrolysis rates (μ mol fluorescein released cm^{-3} of wet sediment h^{-1}) were extrapolated from the slope of the activity curve calculated by linear regression. Correlation coefficients were significant at least on the 95% confidence level. For general remarks of the use of fluoresceindiacetate as a measure of esterase activity and its use in ecological studies compare ref. 10, 11.

Fig. 2 Fine-scale variations in concentrations of ATP (A), total bacterial number and biomass (B), average biomass of rods and cocci (C), and bacterial production (D) measured in sediment profiles from station no. 579 (in Fig. 2 D additional data from station no. 549 are included; for station specification cf. legend to Fig. 1). Error bars delineate the standard deviation around the mean. ATP was extracted

from dissected sediments by Tris buffer and measured as described by ref. 16. Total bacterial number, biomass and biomass spectrum were analysed by epifluorescence microscopy as described in ref. 17. For the assessment of bacterial biomass production, 500 μ l aliquots of the dissected and diluted sediment (compare above) were incubated with 10 μ l of tritiated leucine (0.5 μ Ci; specific activity 950 mCi mg^{-1}) in time-course experiments (generally 4 incubation times) at close to in-situ temperature (0-2°C). At the appropriate time (usually between 1 and 6 h), the reaction was stopped by deep-freezing. Samples were processed by the extraction of organic material from the thawed sediments with an extraction mixture of NaOH (0.3 M), EDTA (12 mM), and SDS (0.05%; final concentrations). Following two centrifugation steps, the supernatants were combined, neutralized, and the macromolecules were precipitated by TCA (5%) at 0°C. Samples were filtered onto 0.2 μ m Nuclepore polycarbonate membranes, washed with TCA (5%) and ethanol (80%), dried and counted in a liquid scintillation counter. Bacterial biomass production rates (expressed as nmol tritiated leucine incorporated cm^{-3} of wet sediment h^{-1}) were extrapolated from the slope of the linear part of the activity curve calculated by linear regression. The sample treatment represents modifications of the procedures published in ref. 18, 19.





Submitted to
"Sarsia" 19-1-1990

DEEP-SEA MACROZOOBENTHOS OF VÖRING-PLATEAU (NORWEGIAN SEA)

MARINA B. ROMERO-WETZEL & SEBASTIAN A. GERLACH

Abstract

ROMERO-WETZEL, MARINA B. and SEBASTIAN A. GERLACH 1990. Deep-sea macrozoobenthos of Vöring Plateau (Norwegian Sea).- Sarsia.....

At 1200 to 1500 m water depth on the Vöring Plateau (about 67°-68°N; 3°-8°E) grab samples were collected and analysed for macrozoobenthos. In more than 50 % of the samples occur the bivalve Malletia obtusa, the polychaets Paramphinome jeffreysii, Aricidea abranchiata, Chaetozone setosa, Notomastus latericeus, Myriochele sp. 1 and M. fragilis, the sipunculid Golfingia (Nephasoma) sp. 1, the ophiurid Ophiocten gracilis, and the enteropneust Stereobalanus canadensis. Other macrozoobenthos is not abundant enough to be sampled in a significant way with 17 grab samples (covering 2.3 m²). At one locality Pogonophora (Siboglinum, Nereilinum) were abundant. Notomastus and Paramphinome penetrate down to 10 cm sediment depth, Golfingia lives in vertical burrows which extend deeper than 20 cm. At 6-10 cm sediment depth Stereobalanus builds horizontal galleries. In deeper and larger burrows live Echiurida and the Anthozoa Cerianthus vogtii (according to findings of P. Jensen).

Using additional zoobenthos data from the Vöring Plateau, a size spectrum is constructed which starts with 0.01 µg wet weight body mass (Nematoda, Foraminifera) and runs to very large macrozoobenthos like Stereobalanus (up to 1.5 g), Cerianthus (3 g) and Echiurida (15 g wet weight body mass). Though these 3 taxa occur only with about 4 ind./m², their tentative biomass (6.75 g/m²) represents a large fraction of total macrofauna biomass (10 g wet weight/m²). 500 ind./m² of small macrofauna animals (0.1 - 10 mg

body mass) represent a biomass of $0.78 \text{ g wet weight/m}^2$, 28 500 ind./ m^2 Foraminifera represent 0.34 g/m^2 , 298 000 ind./ m^2 Nematoda 0.33 g/m^2 . Calculating with generalized weight specific metabolic rates a tentative size spectrum of metabolic activity is constructed for the Vöring Plateau zoobenthos. About 50 % of total animal metabolism comes from large animals with body masses of more than 10 mg wet weight.

Marina B. Romero-Wetzel, Poststr. 8, D 2301 Achterwehr,
Federal Republic of Germany.

Sebastian A. Gerlach, Institut für Meereskunde, Düsternbrooker
Weg 20, D 2300 Kiel, Federal Republic of Germany.

Footnote: Publication No. 90 from Sonderforschungsbereich 313
"Sedimentation im Europäischen Nordmeer" of Kiel University. The
research has been financed by Deutsche Forschungsgemeinschaft.

INTRODUCTION

The Vöring Plateau is a terrace under the Polar Circle stretching from the Norwegian shelf edge 230 km to the West, with water depths between 1200 and 1600 m. This plateau is in the center of many activities of Sonderforschungsbereich 313 of Kiel University which deals with sedimentology, sediment biology and particle flux studies in the Greenland - Norwegian Sea. We have analyzed species composition, abundance and biomass of macrofauna.

METHODS

The assessment of the macrozoobenthos of Vöring-Plateau is based upon 17 samples collected on three cruises of the German research vessels "Poseidon" and "Meteor" (Fig. 1):

"Poseidon-119" (16 July - 1 August 1985): stations 292-3, 301-2, 304-2, 319-1 (for details see GERLACH 1987)

"Poseidon-128" (25 May - 8 June 1986): stations 244, 256, 258, 267, 281 (for details see GRAF 1986)

"Meteor-2" (19 June - 2 July 1986): stations 61-1, 66-2, 84-1, 89-1, 102-1, 120-1, 121-1, 122-2 (for details see GERLACH 1986).

Samples were collected with a large box corer called Gross-kastengreifer (50 x 50 cm, a modified Jonasson-Olausen grab), which penetrates 40 - 45 cm deep into the sediment. On deck of the research vessel (or more conveniently in the "bio-container" on deck of "Meteor"), one wall of the core box was removed so that the sample could be manipulated from the side. One half of the sample (50 x 25 cm = 0.125 m²) was used to analyse vertical distribution. Down to 5 cm depth the sediment was carefully removed horizontally in 1 cm layers, deeper in 5 cm layers. The other half of the core was used to identify burrows of macrofauna, by careful removal of sediment from the side of the core.

The sediment was sieved through 0.5 mm meshes. The material was sorted under a stereo-microscope. At stations 301 and 319 the

total sample of 0.25 m^2 was treated this way, at station 256 the sample size was only 0.062 m^2 . For depth analysis each animal was classified according to the position of its head end. Body mass of animals was in a rough way analyzed by drying the animals with filter paper and weighing them without damaging them too much. Molluscs were weighed including the (crumbled) shell, polychaets without tubes. One should realize that biomass analysis done this way cannot be regarded to be very precise. However by this way the specimens could be preserved for subsequent taxonomic investigation.

Details on identification are given by ROMERO-WETZEL 1989 a. The material is deposited at the Zoological Museum, Martin-Luther-King-Platz 3, D 2000 Hamburg 13, Federal Republic of Germany.

We thank the following colleagues for their help in identifying taxa:

Anthozoa: Dr. Karin Riemann-Zürneck, Taxonomische Arbeitsgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland and Alfred Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven

Pogonophora: Prof. Dr. H. Flügel, Institut für Meereskunde, Kiel

Sipunculida: Dr. P. E. Gibbs, The Laboratory, Plymouth, U.K.

Polychaeta: Dr. Gesa Hartmann-Schröder, Taxonomische Arbeitsgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland und Zoologisches Museum Hamburg

Amphipoda: Dr. H. Andres, Taxonomische Arbeitsgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland

Echinodermata: Dr. Ilse Bartsch, Taxonomische Arbeitsgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland and Zoologisches Museum, Hamburg

Enteropneusta: Prof. Dr. P. N. Dilly, St. George's Hospital Medical School, London, U.K.

RESULTS

Taxonomy

More than 70 different taxa were found in the 17 samples, however only a few are present in more than 50 % of the samples:

		Frequency
Bivalvia :	<u>Malletia obtusa</u> M. SARS	94 %
Polychaeta:	<u>Paramphinome jeffreysii</u> (MCINTOSH)	59 %
	<u>Aricidea abbranchiata</u> HARTMANN	94 %
	<u>Chaetozone setosa</u> MALMGREN	65 %
	<u>Notomastus latericeus</u> SARS	88 %
	<u>Myriochele</u> sp. 1	100 %
	<u>Myriochele fragilis</u> NILSEN & HOLTHE	88 %
Sipunculida:	<u>Golfingia (Nephasoma)</u> sp. 1	82 %
Ophiuroidea:	<u>Ophiocten gracilis</u> (G.O. SARS)	59 %
Enteropneusta:	<u>Stereobalanus canadensis</u> SPENGEL	53 %

In addition to these regularly occurring species we refer to a few of the "rare" species:

Anthozoa:	<u>Paraedwardsia arenaria</u> CARLGREN in Nordgaard (<u>Cerianthus vogtii</u> DANIELSSEN was found in the Vöring Plateau area in 1988 by Dr. P. Jensen, Helsingør, see JENSEN 1988 a)
Pogonophora:	<u>Siboglinum</u> sp. (the species will be described under the name <u>Siboglinum brevicephalum</u> by Prof. Dr. H. Flügel; see FLÜGEL 1987) (<u>Nereilinum murmanicum</u> IVANOV was found in the Vöring Plateau area in 1987 by Professor Dr. H. Flügel; see FLÜGEL 1988)
Polychaeta:	<u>Harmothoe sarsi</u> promamme (MALMGREN) <u>Aglaophamus malmgreni</u> THEEL <u>Glycera capitata</u> OERSTED <u>Lumbrineris gracilis</u> (EHLERS)

	<u>Lumbrineris latreilli</u> AUDOUIN & MILNE-EDWARDS
	<u>Laonice cirrata</u> (M. SARS)
	<u>Laonome kroeyeri</u> MALMGREN
	<u>Nicomache trispinata</u> ARWIDSSON
	<u>Nicomache personata</u> JOHNSON
Amphipoda:	<u>Onisimus edwardsi</u> (KRÖYER)
	<u>Anonyx nugax</u> (PHIPPS)
	<u>Haploops setosa</u> BOECK
	<u>Harpinia truncata</u> G.O. SARS
	<u>Neohela monstrosa</u> (BOECK)
Asteroidea:	<u>Pontaster tenuispinus</u> (DÜBEN & KOREN)

For other taxa not mentioned here, we refer to ROMERO-WETZEL 1989 a.

Total abundance and biomass

Taken all 17 samples together and using information from tables 11 and 12 in ROMERO-WETZEL 1989 a, total abundance and biomass is as follows:

Small macrozoobenthos (in general below 20 mm, Crustacea below 10 mm body length), but including longer specimens of the polychaet Notomastus latericeus and the sipunculid Golfingia (Nephasoma) sp. 1): 531 ind./m² (\pm 329) with 1.28 g wet weight/m² (\pm 0.72).

Large infauna macrozoobenthos: 34 ind./m² (\pm 48) with 2.26 g wet weight/m² (\pm 2.14).

Epibenthic macrozoobenthos (all sizes): 56 ind./m² (\pm 48) with 0.52 g wet weight/m² (\pm 0.60).

These figures do not include very large animals. Therefore, and due to rounding effects, figures of total abundance (621 ind./m) and total biomass (4.06 g wet weight/m²) differ from data given in Table 5.

Homogeneity of samples

Abundance figures vary greatly, even for small macrozoobenthos. For example, at station 256 abundance of small macrozoobenthos (1664 ind./m^2) is three times higher than the mean (531 ind./m^2); other samples contain less than half of the mean. The material is not good enough for cluster analysis or other statistical evaluation, because there might be differences in the quality of shipboard sorting due to bad weather, in addition to patchiness of distribution.

There are 2 sets of 4 samples which represent one station each, because the vessel tried as good as possible to take samples at about the same nautical position on subsequent cruises (Fig. 2):

a) "Top of the Elevation Station" (T) with samples 61, 102, 258 and 292 at 1244 - 1252 m water depth on the top of an elevation of the Vöring Plateau ($67^{\circ} 43-33' \text{ N}$; $5^{\circ} 54.5-55.4' \text{ E}$). At this station the sediment is rather fine, 73 % is below $6 \mu\text{m}$ grain size, only 5 % above $63 \mu\text{m}$. The faunistic composition of the 4 samples from this station does not differ from the other 13 samples (Table 2), however abundance (292 ind./m^2 ; ± 72) and biomass ($0.68 \text{ g wet weight/m}^2$; ± 0.41) are well below the mean of all 17 samples (531 ind./m^2 , 1.28 g/m^2).

b) "Foot of the Elevation Station" (F) with samples 66, 244, 281 and 319 at 1426 - 1429 m water depth at the foot of the elevation ($67^{\circ} 39' \text{ N}$; $5^{\circ} 47-48' \text{ E}$). The sediment is coarser with only 58% grain size below $6 \mu\text{m}$ and 22 % above $63 \mu\text{m}$ (at 1 - 5 cm sediment depth). Mean abundance (517 ind./m^2 ; ± 119) and mean biomass ($1.72 \text{ g wet weight/m}^2$; ± 0.85) of small animals in these 4 samples do not differ much from the mean of 17 samples. There seems to be no difference of species composition either (Table 2).

From Table 2 it is evident, that not only small species, but two larger macrozoobenthos species are rather evenly distributed over

"top", "foot" or other stations of the Vöring Plateau. The large epibenthic ophiuroid Ophiocten gracilis has been found in 10 of 17 samples. The enteropneust Stereobalanus canadensis occurs too in 10 of 17 samples if we assume that some small unidentified Enteropneusta belong to this species. Adults of Stereobalanus have a wet body mass of up to 1.5 g. 1 - 2 adults occur in 8 of the 17 samples (0.25 m² each, the total sample of a box corer was searched). The exact biomass is difficult to assess because the animals easily break to pieces. We calculate 4 g wet weight/m².

Table 3 lists 55 individuals of macrozoobenthos species of body masses 10 - 100 mg which have been found only in one or in a few of the 17 samples. Table 4 lists 6 individuals of 0.1 - 1 g body mass. These species are not abundant enough to be regularly represented in a 0.125 m² sample. One would need samples of several m² each for a significant comparison of larger macrozoobenthos living at different stations on the Vöring Plateau.

Very large animals like Echiurida and Cerianthus are so scarce that only 1 resp. 2 specimens have been found in a total of 33 grab samples collected on "Meteor"-cruise 7 (1988) in the Vöring Plateau area (Dr. P. Jensen, Mar. Biol. Laboratory Helsingør, in litt.). 33 samples cover about 8 m² of the sea bottom. To study the distribution of such very large animals one would need much larger samples, or calculate abundance from burrow openings documented by optical methods.

In general, if there are any, the differences between stations in different regions of the Vöring Plateau are too small to be detected with a set of 17 samples of 0.125 m² each. With this limitation in mind we can conclude that the Vöring Plateau is inhabited by just one macrozoobenthos community.

However, this conclusion is not quite correct. At station 89 (1289 m, see Table 1) the box corer contained Pogonophora with an abundance of 40 ind./m². A dredge sample from this position

(station 87: 67° 46' N; 05° 58' E) contained masses of a new species of Siboglinum which virtually covered frame and net of the dredge (BARTHEL & WESTPHAL 1986). In 1987 on "Poseidon"-cruise 141 Professor Dr. H. Flügel (Institut für Meereskunde Kiel) collected more specimens of this species at nearly the same position (67° 46' N; 06° 01' E, 1280 m water depth, box core samples 1106, 1107, 1108 and dredge sample 1110). In this material a second species of Pogonophora was found, Nereilinum murmanicum (FLÜGEL 1988). We refer to these samples under the term "Pogonophora Station" (P in Fig. 1 - 2).

These patches of dense Pogonophora occurrence a few km north of the "Top of the Elevation" station, indicate the availability of reduced inorganic sulphur compounds or of methane in the sediment, probably due to special sedimentation conditions at this northern slope of the Vöring Plateau elevation.

Vertical distribution of macrozoobenthos in the sediment

The upper sediment layer 0 - 2 cm is more or less semiliquid due to the action of epi- and infauna. Many macrofauna taxa are restricted to this layer, for example Polychaeta (Sabellidae) like Jasmineira which have 7-12 cm long vertical tubes. The tubes penetrate only little into the sediment but extend to several cm above the sediment surface. In spite of the dense macrofauna population few burrows can be identified in this upper semiliquid layer. Sometimes horizontal or oblique burrows can be seen which probably stem from Polychaeta of the families Paraonidae, Cirratulidae and Opheliidae. Sometimes tubes from Tanaidacea, Ampharetidae and Terebellidae are distinct.

The figures for abundance and biomass of macrofauna in this surface layer depend largely upon the quality of sampling; the shock wave of the grab may sweep away a considerable part of the small macrofauna together with the semiliquid surface layer of the

sediment. Fig. 3 shows the depth distribution of the sipunculid Golfingia (Nephasoma) sp. 1, of Notomastus latericeus and of other macrofauna at Station 281 ("Foot of the Elevation"). This is an example of a well sampled surface layer.

The 2 - 5 cm sediment layer contains sometimes (samples from stations 84, 120, 121) comparably high macrofauna numbers, but mostly there is much less macrofauna in this layer compared with the surface. Distinct are the tubes of Oweniidae (Myriochele) which are 7-8 cm long and extend about 2 cm above the sediment surface, and the tubes of Maldanidae (Nicomache). In 2-5 cm depth live predators like Lumbrineris sp. and Aglaophamus malmgreni. Further there occur small Isopoda (Desmosoma sp.) and large Amphipoda (Haploops setosa). The biomass is dominated by the capitellid Notomastus latericeus and by the sipunculid Golfingia (Nephasoma) sp. 1. In summary, macrofauna is numerous enough to result, by bioturbation, in a complete mixing of the sediment down to 5 cm sediment depth.

Much less animals penetrate into the 5 - 10 cm layer. 20 % of the Notomastus individuals are found in this depth range, 30 % of the Paramphinoe individuals and 17 % of the Golfingia individuals. A few Laonice cirrata, Nicomache sp. and Cirratulidae have been found, further Amphipoda (Harpinia truncata) and Nemertini. The horizontal burrows of the enteropneust, Stereobalanus canadensis are in 6 - 10 cm sediment depth (ROMERO-WETZEL 1989 b). At about 10 cm depth the sediment colour changes from brown to grey. Probably Stereobalanus with its burrows is responsible for this sudden change.

Only few burrows penetrate deeper than 10 cm sediment depth. There are some vertical burrows of the sipunculid Golfingia (Nephasoma) sp. 1, but only 5 % of the individuals were found deeper than 10 cm. It seems that many vertical Golfingia burrows visible in the surface layer of the sediment join in 10 - 20 cm sediment depth into only one burrow that penetrates deeper. At 20 cm sediment

depth their number is only 2.5 % of the number above 10 cm sediment depth. It may be that each Golfingia (Nephasoma) sp. 1 owns one deep burrow which branches into 30 burrows running to the sediment surface (ROMERO-WETZEL 1987). In addition to these vertical burrows of Golfingia, there are minute burrows which run in all directions, some down to 17 cm sediment depth. However the animal species responsible for these structures is unknown.

Large, 2 cm wide burrows have been found in some cores, in depths deeper than 10 cm. They seem to belong to a large member of the Echiurida, but no animals could be found in the 17 samples, therefore no data are available about abundance or biomass. Dr. P. Jensen (Marine Biological Laboratory, Helsingør, in litt.) found during "Meteor"-cruise 7 (1988) in the region between stations "Top of the Elevation" and "Foot of the Elevation" (at station 519, 67°42' N; 05°52'E, 1322 m water depth) one specimen of a grass green 50 mm long 20 mm diameter Echiurida with a body mass of about 15 g wet weight (JENSEN 1988 a). It was the only specimen found in 33 grab samples covering 8 m² of Vöring Plateau sea bottom so the biomass might be tentatively calculated with 2 g/m².

Other burrows found by Dr. P. Jensen in 1988 in 10-40 cm sediment depth were 10 - 20 mm wide and semicircular, the floor covered with semiliquid sediment. These burrows are lined with a mucoid greyish green sheet, forming a kind of a tube. In a total of 33 box corer samples representing about 8 m² of deep sea bottom 2 specimens of the Anthozoa Cerianthus vogtii were found, living in such tubes (JENSEN 1988 a). A rough guess is 1 Cerianthus of 3 g body mass per 4 m² of deep sea floor, which results in a biomass of 0.75 g/m².

In summary, specimens of Stereobalanus (4 g wet weight/m²), Echiurida (2 g/m²) and Cerianthus (0.75 g/m²) together with Golfingia and Notomastus live below 5 cm sediment depth and comprise about 70 % of the total macrofauna biomass, provided our rough estimates are correct.

Size spectrum

The material from the Vöring Plateau was not analyzed for individual body masses. Therefore we cannot construct a log size spectrum in detail. Biomass was determined by weight analysis of a bulk number of individuals of each species. Dividing biomass by the number of individuals results in mean body mass, which we took for the construction of the size spectrum. This is only a very crude estimate of individual body mass, because small and large specimens of one species are lumped together.

Data on macrofauna size classes are given in Table 5. The figures differ slightly from Table 1 due to rounding effects and because another definition of the borderline between small and large macrofauna was used.

LINKE 1989 provided data on body mass (in μg organic carbon of cell plasma) of individual Foraminifera and on biomass of Foraminifera. These data only include individuals which are larger than 250 μm and occur in the upper cm of the sediment, or which live epibenthic on or above the sediment surface. At the station "Top of the Elevation" (station 61, 1245 m, see Table 1) the following species dominate (body mass as organic carbon in brackets; for conversion to plasma wet weight the factor 10 may be used):

	ind./m ²	mg C/m ²	g ww/m ²
<u>Cribr stomoides subglobosum</u> (SARS)			
(body mass 1 μg org. C)	24 852	24.85	0.25
<u>Reophax scorpiurus</u> (MONTFORT)			
(body mass 3.1 μg org. C)	2 052	6.36	0.06
<u>Cibicidoides wuellerstorfi</u> (SCHWAGER)			
(body mass 5.1 μg org. C)	314	1.60	0.02
other species (but <u>Allogromia</u> and "mud balls" not considered)	1 282	1.19	0.01
total in upper cm	28 500	34	0.34

From these data we assume that Foraminifera on the Vöring Plateau belong to the size class 10 - 100 μg wet weight body mass. This is certainly not correct because there are Foraminifera smaller than 250 μm present. Further, the biomass assumption is not correct because there are Foraminifera living deeper than 1 cm in the sediment. Therefore the data we use represent minimum values.

Box corer samples from the "Top of the Elevation" station 61 (see Table 1) contained in 0 - 3 cm sediment depth 172 000 nematodes per m^2 with a biomass of 0.07 g wet weight/ m^2 or 7 μg org.C/10 cm^2 . The mean body mass of a nematode was 43 ng org.C = 0.4 μg wet weight body mass. The dominant nematode genera in this sample were Halalaimus, Acantholaimus, Greeffiella and Tricoma (JENSEN 1988 b). In the meantime, these data are doubtful because the shock wave of the box corer sweeps away the semiliquid surface layer of the sediment and the nematodes living there (JENSEN 1983). Data on nematodes collected with the more efficient "multicorer" (multiple corer, BARNETT et al. 1984) at the "Top of the Elevation" station ("Meteor"-cruise 7, 1988, Station 468) have kindly been provided to us by Dr. P. Jensen (Marine Biological Laboratory Helsingør, in litt.). The overall abundance was 298 000 ind./ m^2 , the biomass (from volume calculations) 0.33 g wet weight/ m^2 . These figures cover the nematode fauna down to 10 cm sediment depth and include the surface layer, because the multicorer penetrates gently through the water-sediment interface.

In this sample Nematoda belong to 4 log size classes from 0.01 to 100 μg wet body mass (data from P. Jensen):

0.01 -	0.1 μg	155 000 ind./ m^2	with 0.008 g/ m^2
0.1 -	1 μg	68 000 ind./ m^2	with 0.024 g/ m^2
1 -	10 μg	66 000 ind./ m^2	with 0.15 g/ m^2
10 -	100 μg	9 000 ind./ m^2	with 0.15 g/ m^2

DISCUSSION

Geographical distribution

It seems remarkable that quite a number of the macrofauna polychaets living in 1200 - 1600 m depth on the Vöring Plateau have a wide distribution: Harmothoe sarsi, Chaetozone setosa, Notomastus latericeus, Glycera capitata, Lumbrineris latreilli, Laonome kroeyeri and Nicomache personata are known even from the shallow polyhaline Western Baltic (BICK & GOSSELCK 1985). The deep sea of the Vöring Plateau is inhabited partly by eurytopic species with the capacity to tolerate a wide spectrum of environmental conditions.

Sample size necessary for significant results

In sandy sediments at 5-15 m water depth in Kieler Bucht (Western Baltic) one needs at least 5 samples of 0.1 m^2 in order to collect 80 % of the present macrofauna species (BREY 1984). In 35 m deep silty sand areas of the Helgoland region (German Bight) about 8 samples of 0.1 m^2 are needed in order to get 90 % of the species (GERLACH 1972). It appears that one has to sample a larger area of the deep-sea bottom if one wants to get results of comparable precision.

We started our work with the assumption that one sample of 0.125 m^2 could give us useful informations about the faunistic differences between different depth zones and between different sediment types which are represented on the profile from the Norwegian shelf to the deep-sea of the Lofoten Basin. But when we sum up the faunistic results from all the 17 samples together, even an area of 2.3 m^2 does not provide significant data regarding the occurrence of animals with more than 10 mg wet weight body mass (Table 3-4). The 55 animals with body masses 10-100 mg which have been found in all 17 samples together belong to about 25 different

species. Therefore one can just expect to find in a 0.125 m^2 sample a total of 3 animals of this size class, belonging to 1 - 3 of the 25 different species. Even with a total area of 2.3 m^2 sampled the inventory of species is certainly not complete; we expect to find many more species in a bigger material.

Though being an interesting result, this leads to a disappointing conclusion, if one keeps in mind that a box corer sample from the deep-sea needs one or a few hours of shiptime what means an equivalent of more than 1000 DM in expenditure. We cannot afford to take as many samples as necessary. Therefore we have to be very careful not to overvalue the generalizing and extrapolating of results gained from the limited number of samples.

Even for the small animals of less than 10 mg wet weight body mass which occur more regularly and with higher abundance, the variability of abundance data is very high among the 17 samples investigated. Between 28 and 208 animals of this size class (larger Notomastus and Golfingia included) have been sorted from 0.125 m^2 samples, with an arithmetic mean of 66 ind./ 0.125 m^2 (corresponding to 531 ind./ m^2 , Table 1). At present we do not know whether this variability is caused by real differences of granulometry, for example between the more silty "Top" (1245 m) and the more sandy "Foot" (1428 m) of the elevation on the Vöring Plateau. The variability could be caused, too, by patches originating from large burrowing macrofauna which change the sediment structure close to their burrows. JENSEN 1988 observed 4-5 cm high and 30 cm diameter sediment mounds at the surface of grab samples from the Vöring Plateau, which are probably the work of Stereobalanus. However, the variability could also have been caused just by differences in sampling and sorting efficiency.

Shipboard experiments on benthic metabolism (sediment oxygen consumption, sediment heat production) were done, during expeditions to the Vöring Plateau, with subsampled cores of 10 cm in diameter. That is 78 cm^2 surface, representing 1/128 of a square

meter. In such a core one has a chance to find just 2 - 8 small macrofauna animals. One has little chance to find bigger animals. Hence, measurements of benthic metabolism in sediments of the Vöring Plateau (GRAF et al. 1988; GRAF 1989) apply to activities of bacteria, Foraminifera and nematode^s and include only by chance some contribution of macrofauna.

Size spectrum

The best way to demonstrate different size classes of benthic animals living in a sediment is a log size spectrum. Log size spectra have been worked out by SCHWINGHAMER 1981 for shallow water sediments in the Bay of Fundy using the scale "Equivalent Spherical Diameter", comparable to scales of grain size in sedimentology. Recently SCHWINGHAMER 1985 demonstrated that the same regularities of the log size spectrum which have been found in shallow waters can as well be found in semifluid deep-sea sediments from 4500-5850 m depth south of Bermuda. Comparing the biomass represented by different log size classes, there is a peak in the 1-4 μm diameter size classes (bacteria), and a trough in the 8 μm size class (which is well represented by nanophytoplankton in the pelagial). There is a distinct peak of biomass in the meiofauna size class of about 1 μg wet weight body mass (corresponding to 128 μm Equivalent Spherical Diameter), and a trough at about 70 μg body mass (512 μm Equivalent Spherical Diameter, the size class of zooplankton). Towards the larger size classes of macrofauna there is a general trend of increasing biomasses. Unfortunately, very large benthic animals have not been sampled well enough to tell something about the upper end of the size spectrum.

We will not repeat here the discussion on the possible causes of peaks and troughs in the benthic and in the pelagic size spectra (see WARWICK 1984). We will just take it as a fact that such regularities exist, and that the crude data from the Vöring

Plateau fit more or less into this picture (Fig. 4 A).

The material from the Vöring Plateau was not treated in a way that would result in a good size spectrum. For this, individual by individual has to be classified according to narrower size classes than used for Fig. 4 A. Especially each of the large size classes of Fig. 4 A is based upon a few individuals only. But if we take the information from Fig. 4 A as real, then this means: in the deep sea sediments of the Vöring Plateau exist as well very small as very large infauna. The biomass of benthic animals is dominated by large animals. The percentage of small and large size classes seems to be comparable in the deep sea of the Vöring Plateau and in subtidal shallow seas. THIEL 1983 has summarized evidence that sometimes only small animals have been found in samples from the deep sea, and that in other cases giant forms have been considered characteristic for the deep sea. We think that in the deep sea environment with its low macrofauna abundance in general only small fauna is collected with the normal grab size of less than 0.25 m^2 . At the other side dredge samples collect large individuals. The medium sized macrofauna can only be sampled in a significant way when numerous or very large grab samples are available, and this rarely was the case. From our results we conclude that the Vöring Plateau macrofauna has a size class structure comparable to that in shallower sediment environments. Data on meiofauna and Foraminifera fit into the picture of deep sea fauna that THIEL 1983 developed.

Finally, the size spectrum should include the epibenthic and benthopelagic animals, and demersal fish which have been caught by dredges (BARTHEL & WESTPHAL 1986), or using baited traps (PFANNKUCHE & NUPPEMANN 1988). Unfortunately, these methods do not provide quantitative results.

Speculations regarding benthic metabolism

As crude as it is in the case of the Vöring Plateau material, the construction of a log size class system provides a chance to speculate about the contribution of each size class to the metabolic demands of the total benthic fauna. To achieve this it is necessary to convert the Equivalent Spherical Diameter scale to a log body mass scale (GERLACH et al. 1985) and to neglect that macrofauna animals from different phyla have different metabolic rates. We calculate with mass specific rates of oxygen consumption which have been computed by BANSE 1982 for 20°C according to equations of the type $q/w = a * w^{b-1}$ (q = metabolism, w = body mass):

Foraminifera	$\log q = 0.34 + 0.74 \log w$
Nematoda	$\log q = 0.73 + 0.76 \log w$
Macrofauna	$\log q = 1.29 + 0.74 \log w$

We multiply the biomass of distinct size classes with the following factors representing arbitrary units of mass specific metabolic rates: nematodes above 0.01 μg wet body mass 23, above 0.1 μg 13, 1 μg 7.6, 10 μg 4.4, Foraminifera above 10 μg 1.7, macrofauna above 100 μg 8.5, 1 mg 4.7, 10 mg 2.6, 100 mg 1.4, 1 g 0.8, 10 g 0.5. These mass specific metabolic rates have been used by GERLACH et al. 1985 to characterize different size classes of Nematoda, Foraminifera and macrofauna in a subtidal North Sea sediment.

In Fig. 4 B we have used these data as "arbitrary units" in order to demonstrate the relative proportion of the metabolism of different size classes. Our intention is just to point to the possibilities which size specific metabolic rates provide for flux studies, and to encourage further analysis. We would like to warn against just converting the arbitrary rates given in Fig. 4 B into equivalents of O_2 consumed by the fauna. The present knowledge is not good enough to allow this. But should our estimates regarding

the contribution of different size classes to the total animal metabolism on the Vöring Plateau deep sea floor be realistic, then total metabolism is about evenly divided

- a) to more than 300 000 ind./m² of meiofauna (Nematoda and Foraminifera, body mass below 0.1 mg wet weight),
- b) to 500 ind./m² of small macrofauna (body mass 0.1 - 10 mg),
- c) to 100 ind./m² of large macrofauna (body mass 10 mg - 1 g),
- d) to 4 ind./m² of very large animals (with body mass above 1 g).

Metabolism means not only oxygen consumption but means as well food uptake and rate of secondary production. Large and very large animals which cannot be sampled with a few normal grab stations play an important role on the deep sea floor.

REFERENCES

- Banase, K. 1982. Mass scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. - Marine Ecology Progress Series 9: 281-297.
- Barnett, P. R. O., J. Watson & D. Conelly 1984. A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from the shelf, bathyal and abyssal sediments. - Oceanologia Acta 7: 399-408.
- Barthel, D. & K. Westphal 1986. Makrobenthos in Dredgen. - Pp. 17-19 in: Gerlach, S.A. Bericht des Fahrtleiters: 2. Reise des Forschungsschiffes Meteor. - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 4.
- Bick, A. & F. Gosselck 1985. Arbeitsschlüssel zur Bestimmung der Polychaeten der Ostsee. - Mitteilungen zoologisches Museum Berlin 61: 171-272.
- Brey, T. 1984. Gemeinschaftsstrukturen, Abundanz, Biomasse und Produktion des Makrozoobenthos sandiger Böden der Kieler Bucht in 5 - 15 m Wassertiefe. - Berichte Institut Meereskunde Kiel 123: 1-124.
- Flügel, H. 1987. In: Institut für Meereskunde an der Universität Kiel. - Jahresbericht 1986: 73-74.
- Flügel, H. 1988. In: Institut für Meereskunde an der Universität Kiel. - Jahresbericht 1987: 73.
- Gerlach, S. A. 1972. Die Produktionsleistung des Benthos in der Helgoländer Bucht. - Verhandlungen Deutsche Zoologische Gesellschaft 65: 1-14.
- Gerlach, S. A. 1986. Bericht des Fahrtleiters: 2. Reise des Forschungsschiffes Meteor, 1. Fahrtabschnitt Kiel 19. Juni 1986 bis Trondheim (Norwegen) 2. Juli 1986. - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 4: 4-34.
- Gerlach, S. A. 1987. Bericht über die 119. Fahrt des Forschungsschiffes "Poseidon" zum Vöring-Plateau, Norwegische See (16. Juli bis 1. August 1985). - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 5: 2-32.

- Gerlach, S. A., A. E. Hahn & M. Schrage 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. - Marine Ecology Progress Series 26: 161-173.
- Graf, G. 1986. Bericht des Fahrtleiters: 128. Reise des Forschungsschiffes Poseidon, 2. Fahrtabschnitt Bodoe (Norwegen) 25. Mai 1986 bis Kiel 8. Juni 1986. - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 4: 117-140.
- Graf, G. 1989. Benthic - pelagic coupling in a deep-sea benthic community. - Nature (London) 341: 437-439.
- Graf, G., V. Martens, W. Queisser, P. Weinholz & A. Altenbach 1988. A multicalorimeter for the study of biological activity in marine sediments. - Marine Ecology Progress Series 45: 201-204.
- Jensen, P. 1983. Meiofaunal abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Haps corer. - Marine Biology 74: 319-326.
- Jensen, P. 1988 a. Macrofauna bioturbation vs. meiofauna and microbial activity. Pp. 75-76 in: Hirschleber, H., F. Theilen, W. Balzer, B. v. Bodungen & J. Thiede. Forschungsschiff Meteor, Reise 7 vom 1. Juni bis 28. September 1988. Berichte der Fahrtleiter. - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 10.
- Jensen, P. 1988b. Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. - Deep-Sea Research 35: 1173-1184.
- Linke, P. 1989. Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer. - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 18: 1-123.
- Pfannkuche, O. & F. Nuppemann 1988. Benthosuntersuchungen des Projekts BIOTRANS. Pp. 77-79 in: Hirschleber, H., F. Theilen, W. Balzer, B. v. Bodungen, J. Thiede. Forschungsschiff Meteor, Reise 7 vom 1. Juni bis 28. September 1988. Berichte der Fahrtleiter. - Ber. Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 10.

- Romero-Wetzel, M. B. 1987. Sipunculans as inhabitants of very deep narrow burrows in deep-sea sediments. - Marine Biology 96: 87-91.
- Romero-Wetzel, M. B. 1989 a. Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vöring-Plateau (Norwegische See). - Berichte Sonderforschungsbereich 313 Universität Kiel 13, 1-204.
- Romero-Wetzel, M. B. 1989 b. Branched burrow-systems of the enteropneust Stereobalanus canadensis (Spengel) in deep sea sediments of the Vöring-Plateau, Norwegian Sea. - Sarsia 74, 85-89.
- Schwinghamer, P. 1981. Characteristic size distribution of integral benthic communities. - Canadian Journal Fisheries aquatic Sciences 38: 1255-1263.
- Schwinghamer, P. 1985. Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities. - Pp. 347-359 in: Gibbs, P.E. (ed.). Proceedings 19 European Marine Biology Symposium Plymouth 16-21 September 1984. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thiel, HJ. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. - Pp. 167-230 in: Rowe, G.T. (ed.). Deep sea biology. Wiley-Interscience, New York etc..
- Warwick, R. M. 1984. Species size distributions in marine benthic communities. - Oecologia (Berlin) 61: 32-41.

Table 1 Total abundance (ind./m²) and total biomass (g wet weight/m²) of "small animals" (below 20 mm, Crustacea below 10 mm body length, but including longer specimens of Notomastus latericeus and Golfingia (Nephasoma) sp. 1), of "large animals", and of "epibenthic animals" (all lengths) in 17 grab samples from the Vöring Plateau. Data differ from Table 5 due to rounding effects and because biomass of Stereobalanus was calculated with the weight of body parts actually found in samples. From ROMERO-WETZEL 1989a (tables 7, 11, 12).

	"Top of the Elevation" samples				Other Vöring Plateau samples										"Foot of the Elevation" samples			
Water depth(m)	1244	1245	1250	1252	1255	1260	1264	1264	1289	1306	1338	1398	1450	1426	1426	1428	1429	
Station number	292	61	258	102	84	267	256	301	89	120	122	121	304	66	281	319	244	
<hr/>																		
Small animals																		
Abundance (ind./m²)	224	328	376	240	568	544	1664	732	400	432	268	496	688	520	684	440	424	
Biomass (g/m²)	0.21	0.87	0.49	1.16	2.46	1.24	1.57	1.20	0.46	1.22	0.79	2.27	0.92	1.60	2.24	0.56	2.46	
Large animals																		
Abundance (ind./m²)	16	32	32	0	12	32	160	44	24	24	20	56	24	64	24	4	16	
Biomass (g/m²)	0.33	0.78	3.54	0	4.67	4.75	7.43	1.29	0.50	0.36	2.11	4.57	0.87	3.22	2.70	0.01	1.39	
Epifauna																		
Abundance (ind./m²)	0	24	8	24	32	16	32	116	96	72	48	176	80	120	48	52	8	
Biomass (g/m²)	0	0.88	0.01	0.40	0.61	0.12	0.11	0.10	1.92	0.50	0.54	1.56	0.03	1.48	0.16	0.36	0.01	

Table 2 Abundance (ind./m²) of macrofauna species which occur in more than 50 % of the 17 grab samples from the Vöring Plateau. The animals named "Enteropneusta juv." probably are juveniles of Stereobalanus canadensis.

	"Top of the Elevation" samples				Other Vöring Plateau samples										"Foot of the Elevation" samples			
Water depth(m)	1244	1245	1250	1252	1255	1260	1264	1264	1289	1306	1338	1398	1450	1426	1426	1428	1429	
Station number	292	61	258	102	84	267	256	301	89	120	122	121	304	66	281	319	244	
Malletia obtusa	32	32		16	24	24	112	72	8	48	20	16	80	80	72	12	16	
Paramphinoe jeffreysii		24		16	32	8		4	64		8	32	8		8			
Aricidea abranchiata	56		48	16	32	64	464	148	32	8	8	8	120	48	36	36	8	
Chaetozone setosa	8	8	40				48	40	16	8			16		8	20	16	
Notomastus latericeus	48	16	48		152	160	176	56	32	168	112	184		136	128	60	64	
Myriochele sp. 1	16	48	40	24	104	64	208	32	8	56	28	72	24	8	48	80	88	
Myriochele fragilis	8	32	16		8	16	128	24		8	28	24	48	8	72	44	64	
Golfingia sp. 1	8	16	24		56	16	16	76		32		64	80	96	64	40	88	
Ophiocten gracilis		8			16	8			80	48	48	152		88	8	28		
Stereobalanus canadensis			8	8	12	8					8	16		12	8			
Enteropneusta juv.	8				8	16		8							8			

Table 3 Abundance and biomass (wet weight) of macrofauna species with body mass 10 - 100 mg wet weight found in a total of 17 grab samples from the Vöring Plateau covering an area of 2.3 m². For each individual station number and body mass (wet weight) are given in brackets.

Abundance		Biomass
3 ind./2.3 m ²	Anthozoa: Paraedwardsia arenaria (258:16 mg; 301:25 mg; 304:60 mg)	101 mg/2.3 m ²
3 ind./2.3 m ²	Nemertini sp. (120:2 ind. 10 mg each; 122:70 mg)	90 mg/2.3 m ²
3 ind./2.3 m ²	Scaphopoda sp.(281:26 mg; 319:2 ind. 14 mg each)	54 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Polychaeta Polynoidae: Harmothoe sarsi promamme (61:30 mg)	30 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Nephtyidae: Aglaophamus malmgreni (292:40 mg)	40 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Glyceridae: Glycera capitata (244:30 mg)	30 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Lumbrineridae: Lumbrineris latreillii (121:13 mg and 20 mg)	33 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Lumbrineris sp. (121:23 mg)	23 mg/2.3 m ²
6 ind./2.3 m ²	Spionidae: Laonice cirrata (66:4 ind. of 40 mg each; 120:20 mg; 258:70 mg)	250 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Maldanidae sp. (256:12 and 25 mg)	37 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Maldanidae: Nicomache trispinata (256:17 mg each)	34 mg/2.3 m ²
3 ind./2.3 m ²	Ampharetidae sp. (301:25 mg each)	75 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Ampharetidae: Samytha sp. (256:50 mg)	50 mg/2.3 m ²
4 ind./2.3 m ²	Sabellidae sp. (301:40 mg each)	160 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Sabellidae: Laonome kroeyeri (256:80 mg each)	160 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Sabellidae: Jasmineira sp. (61:40 mg)	40 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Amphipoda Lysianassidae sp. (304:30 mg)	30 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Lysianassidae: Onisimus edwardsi (61:17 mg)	17 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Lysianassidae: Anonyx nugax (89:30 mg)	30 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Lysianassidae: Boeckosimus sp. (267:30 mg)	30 mg/2.3 m ²
7 ind./2.3 m ²	Ampeliscidae: Haploops setosa (61:2 ind. 20 mg each; 66: 2 ind. 30 mg each; 281:55 mg; 301:30 mg; 304:17 mg)	202 mg/2.3 m ²
3 ind./2.3 m ²	Phoxocephalidae: Harpinia truncata (89:25 mg; 256:2 ind. 20 mg each)	65 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Corophiidae: Neohela monstrosa (301:18 mg)	36 mg/2.3 m ²
2 ind./2.3 m ²	Echinodermata juv. (66:70 mg; 258:35 mg)	105 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Ophiuroidea: Ophiura sp. (102:50 mg)	50 mg/2.3 m ²
55 ind./2.3 m ²		1772 mg/2.3 m ²
or		or
24 ind./m ²		0.77 g/m ²

Table 4 Abundance and biomass (wet weight) of macrofauna species with body mass 0.1 - 1 g wet weight found in a total of 17 grab samples from the Vöring Plateau covering an area of 2.3 m². For each individual station number and body mass (wet weight) are given in brackets.

Abundance		Biomass
1 ind./2.3 m ²	Polychaeta Nephtyidae: <i>Aglaophamus malmgreni</i> (256:150 mg);	150 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Lumbrineridae: <i>Lumbrineris gracilis</i> (66:120 mg)	120 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Maldanidae: <i>Nicomache personata</i> (121:230 mg)	230 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Sabellidae: <i>Laonome kroeyeri</i> (244:140 mg)	140 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Amphipoda Lysianassidae: <i>Tmetonyx</i> sp. (267:240 mg)	240 mg/2.3 m ²
1 ind./2.3 m ²	Echinodermata Asteroidea: <i>Pontaster tenuispinum</i> (122:920 mg)	920 mg/2.3 m ²
6 ind./2.3 m ²		1800 mg/2.3 m ²
or		or
2.5 ind./m ²		0.78 g/m ²

Table 5 Abundance (ind./m²) and biomass (g wet weight/m²) of different log size classes of macrofauna, found in 17 grab samples from the Vöring Plateau. For size classes above body mass 1 g wet weight some additional data are included which were provided by Dr. P. Jensen, Helsingør.

Abundance		Biomass
73 ind./m ²	Small Polychaeta-Paraonidae with only about 0.2 mg body mass, mostly represented by Aricidea abranchiata (66 ind./m ²)	0.02 g/m ²
33 ind./m ²	Small Polychaeta-Cirratulidae, with Chaetozone setosa occurring regularly (12 ind./m ²)	0.02 g/m ²
11 ind./m ²	Small Isopoda of the genus Desmosoma, biomass unimportant	+
100 ind./m ²	Polychaeta Oweniidae with body masses of about 1 mg. The family is mostly represented by Myriochele sp. 1 (mean body mass 0.8 mg, 56 ind./m ²) and by Myriochele gracilis (mean body mass 1.2 mg, 31 ind./m ²)	0.09 g/m ²
<hr/>		
217 ind./m ²	Small animals of 0.1-1 mg body mass	0.13 g/m ²
<hr/>		
39 ind./m ²	Bivalvia: Malletia obtusa of 1-3 mg body mass (mean 1.4 mg)	0.05 g/m ²
90 ind./m ²	Polychaeta Capitellidae: Notomastus latericeus (mean body mass 2.9 mg)	0.31 g/m ²
12 ind./m ²	Polychaeta-Amphinomidae: Paramphinome jeffreysii (mean body mass 4.3 mg)	0.05 g/m ²
156 ind./m ²	Irregularly occurring specimens of other small animals	0.24 g/m ²
<hr/>		
297 ind./m ²	Small animals of 1-10 mg body mass	0.65 g/m ²
<hr/>		
24 ind./m ²	Large animals of about 10 - 100 mg body mass occurring irregularly, each species with not more than 1 ind. per sample of 0.125 m ² which is too small for significant results (list of species see Table 3)	0.77 g/m ²
29 ind./m ²	Ophiuroidea: Ophiocten gracilis, up to 80 mg body mass (mean 15 mg); epifauna	0.43 g/m ²
40 ind./m ²	Sipunculida: Golfingia (Nephasoma) sp. 1 with individuals from 2 to 80 mm length, small animals have body masses below 10 mg (mean body mass 13 mg). Maximum abundance 90 ind./m ² , maximum biomass 2 g/m ² (sample 244).	0.52 g/m ²
<hr/>		
93 ind./m ²	Large animals of 10-100 mg body mass	1.72 g/m ²
<hr/>		
2.5 ind./m ²	Large animals of 0.1-1 g body mass (list of species see Table 4)	0.78 g/m ²
<hr/>		
4.0 ind./m ²	Enteropneusta: Stereobalanus canadensis, body mass estimated to range up to 1.5 g wet weight in adult animals	4.00 g/m ²
0.2 ind./m ²	Anthozoa: Cerianthus vogtii, body mass 3 g wet weight	0.75 g/m ²
<hr/>		
4.2 ind./m ²	Very large animals of 1-10 g body mass	4.75 g/m ²
<hr/>		
0.1 ind./m ²	Very large Echiurida, body mass 15 g wet weight	2.00 g/m ²
<hr/>		
614 ind./m ²	Total macrofauna 0.1 mg - 100 g body mass	10.00 g/m ²

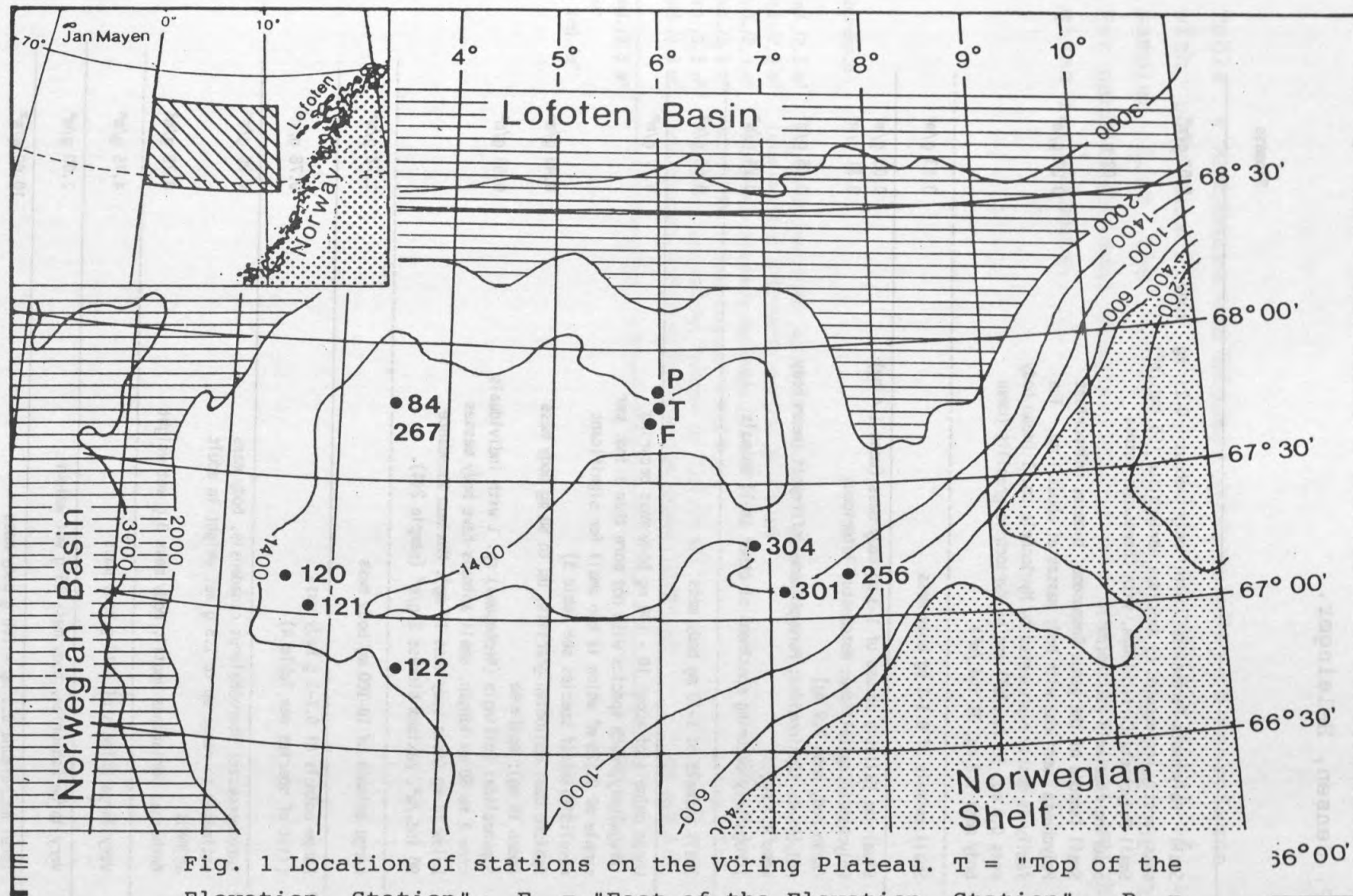


Fig. 1 Location of stations on the Vöring Plateau. T = "Top of the Elevation Station", F = "Foot of the Elevation Station", P = "Pogonophora Station", numbers = other stations sampled at "Poseidon"-cruises 119 and 128 and "Meteor"-cruise 2. Water depths in m.

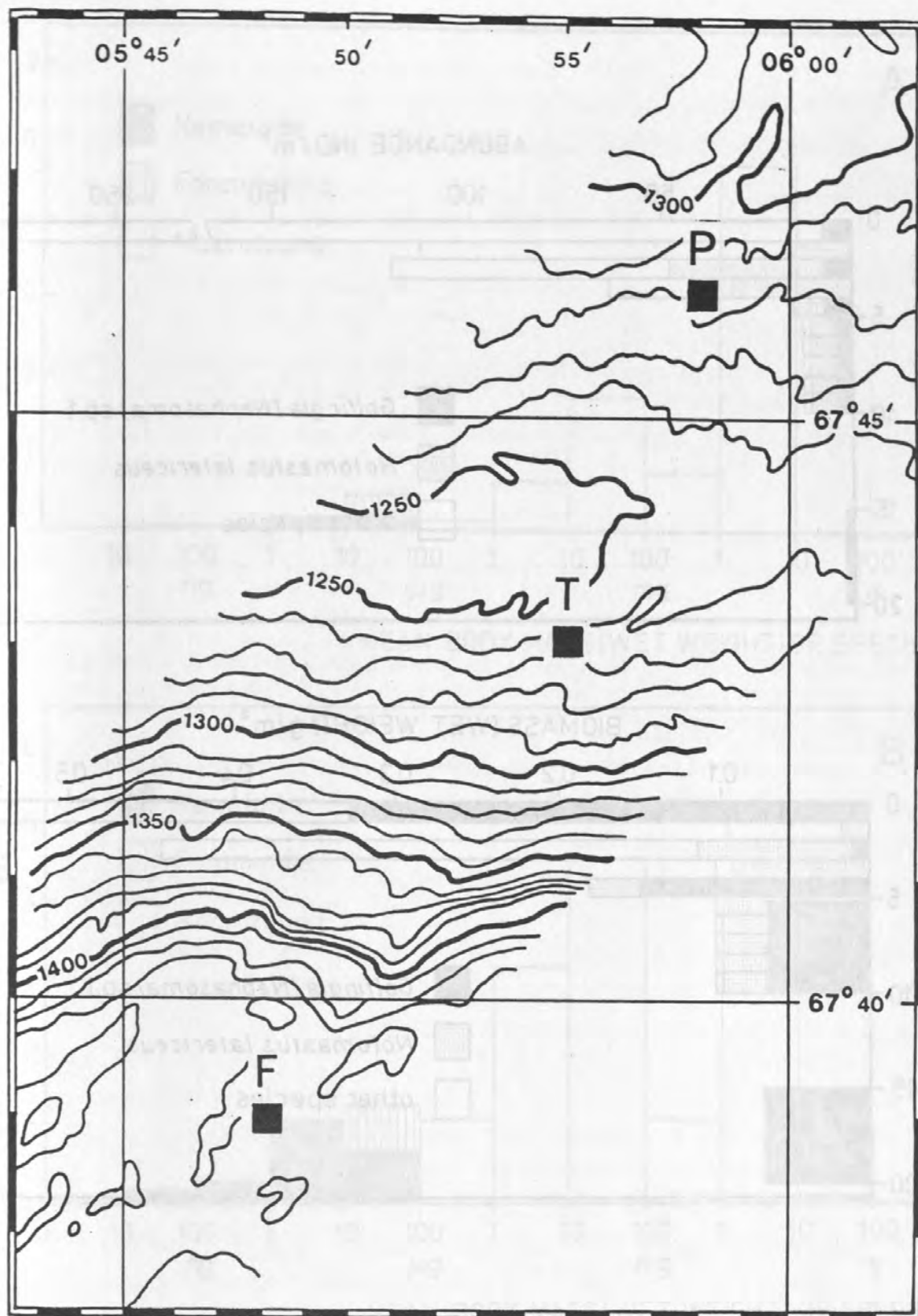


Fig. 2 Location of the stations "Top of the Elevation" (T), "Foot of the Elevation" (F) and "Pogonophora" (P) at an elevation of the Vöring Plateau. Figures refer to m water depth. Bathymetry from a survey of "Polarstern"- cruise Arktis I, 1983. From LINKE 1989.

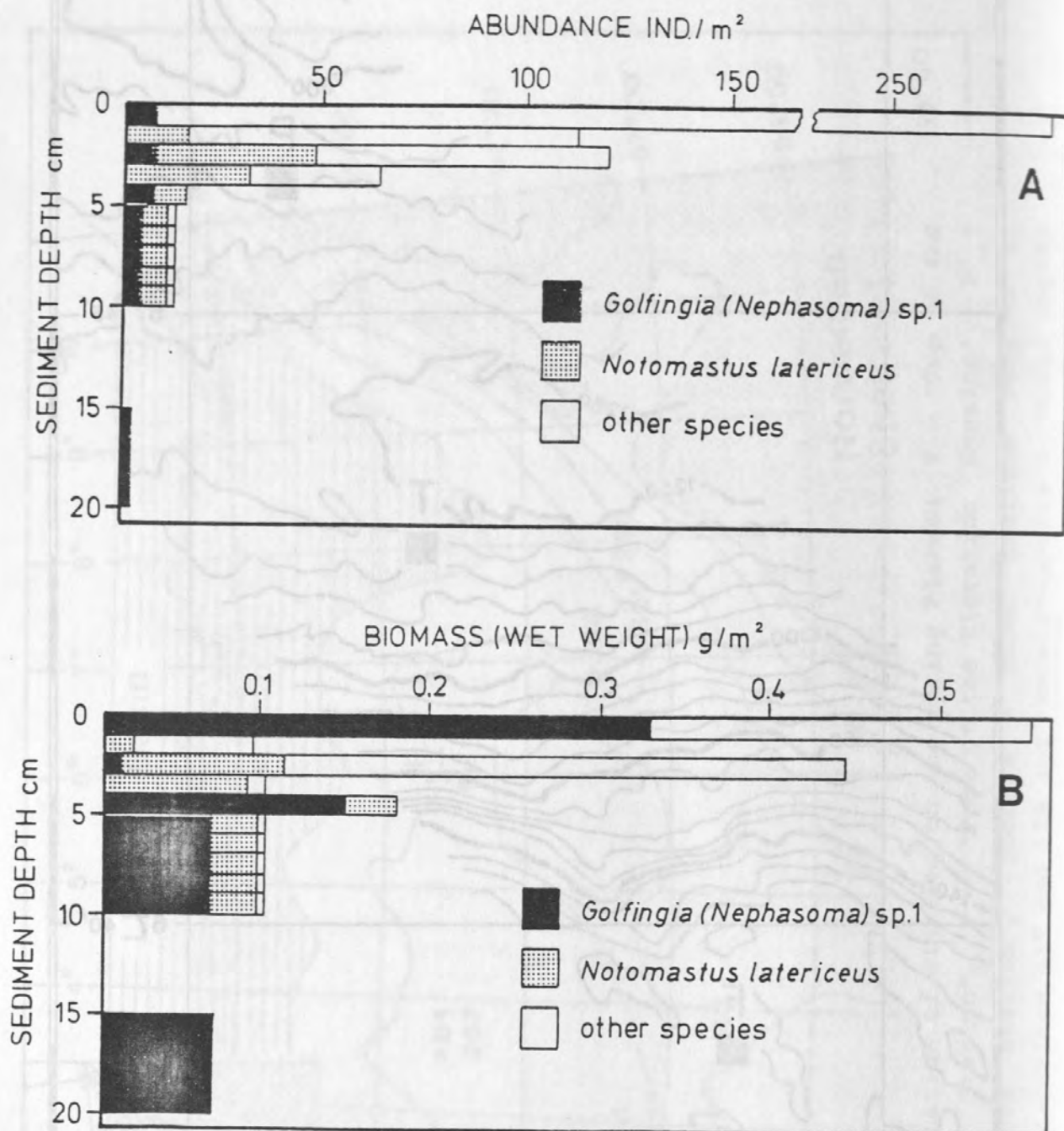


Fig. 3 Vertical distribution of abundance and biomass (wet weight) of macrozoobenthos in the sediment of Station 281 ("Foot of the Elevation") on the Vöring Plateau. From ROMERO-WETZEL 1989 a.

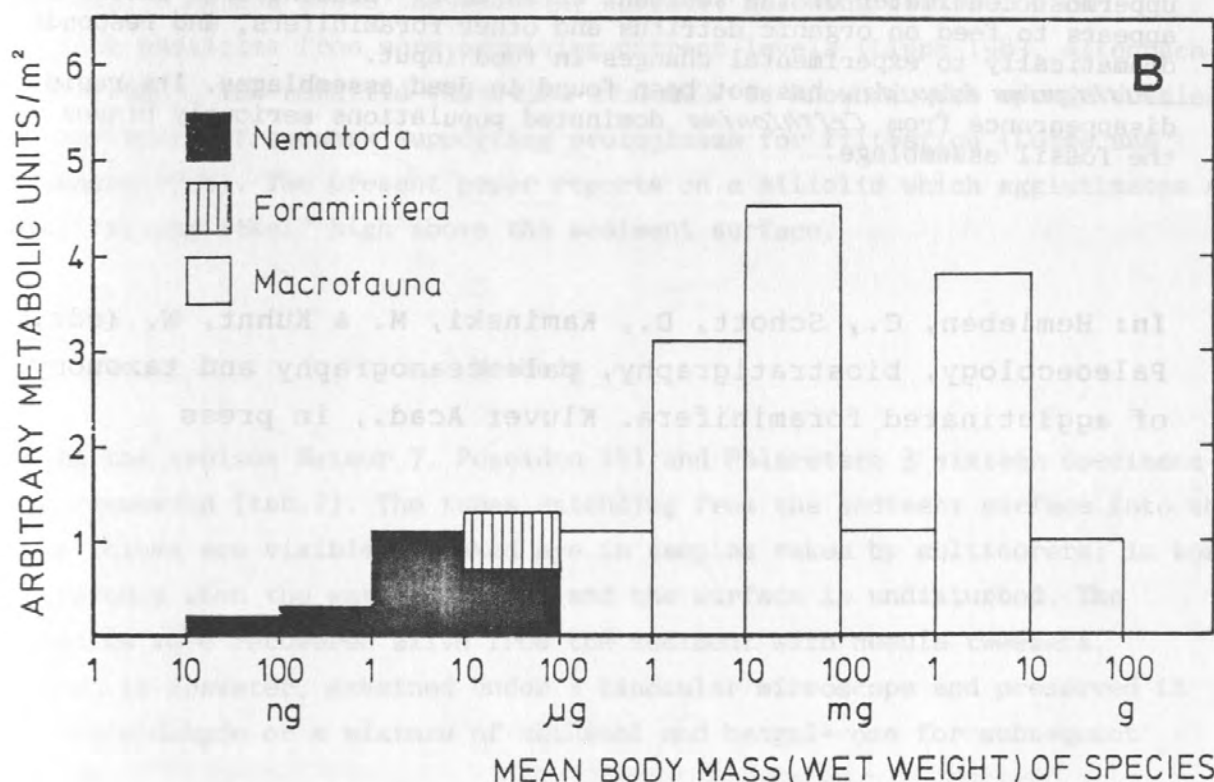
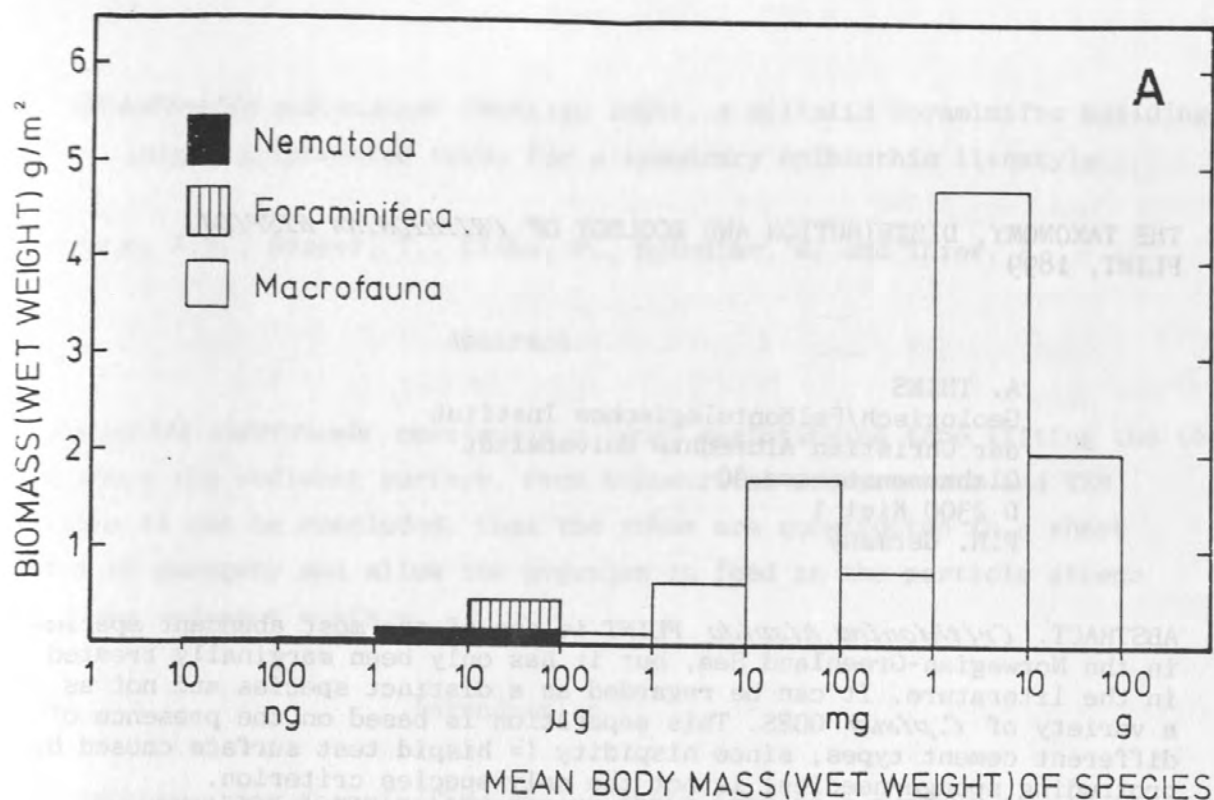


Fig. 4 Size spectrum of biomass (wet weight) and metabolism (arbitrary units) of the benthic fauna of Vöring Plateau. Size classes according to mean body mass (wet weight) of the species encountered.

THE TAXONOMY, DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF *CRITHIONINA HISPIDA*
FLINT, 1899

A. THIES

Geologisch/Paläontologisches Institut
der Christian Albrechts Universität
Olshausenstrasse 40
D 2300 Kiel 1
F.R. Germany

ABSTRACT. *Crithionina hispida* FLINT is one of the most abundant species in the Norwegian-Greenland Sea, but it has only been marginally treated in the literature. It can be regarded as a distinct species and not as a variety of *C. pisum* GOES. This separation is based on the presence of different cement types, since hispidity (= hispid test surface caused by protruding sponge-needles) is not the only species criterion.

Crithionina hispida occupies an infaunal habitat, living in the uppermost centimeter of the sediment or in empty foraminiferal tests. It appears to feed on organic detritus and other foraminifers, and responds dramatically to experimental changes in food input.

Crithionina hispida has not been found in dead assemblages. Its rapid disappearance from *Crithionina* dominated populations seriously biases the fossil assemblage.

In: Hemleben, C., Schott, D., Kaminski, M. & Kuhnt, W. (eds.)
Paleoecology, biostratigraphy, paleoceanography and taxonomy
of agglutinated foraminifera. Kluwer Acad., in press

Miliolinella subrotunda (Montagu 1803), a miliolid foraminifer building large agglutinated tubes for a temporary epibenthic lifestyle

Altenbach, A.V., Heeger, T., Linke, P., Spindler, M. and Thies, A.

Abstract

Miliolinella subrotunda constructs a long, agglutinated tube lifting the test high above the sediment surface. From biometrical measurements and TEM sections it can be concluded, that the tubes are constructed in a short period of ontogeny and allow the organism to feed in the particle stream above the sediment surface.

Introduction

Some agglutinating foraminifers employ their test as a support structure in order to extend above the sediment surface, allowing filtration of nutrient particles from more promising current levels (Lipps 1983, Altenbach et al. 1988). The rotaliid *Rupertina stabilis* is known to use sponge needles to construct a framework supporting protoplasm for filtration (Lutze and Altenbach 1988). The present paper reports on a miliolid which agglutinates a tube, lifting itself high above the sediment surface.

Methods

During the cruises Meteor 7, Poseidon 141 and Polarstern 3 sixteen specimens were recovered (tab.1). The tubes extending from the sediment surface into the water column are visible by naked eye in samples taken by multicorers; in box corers only when the water is clear and the surface is undisturbed. The organisms were recovered alive from the sediment with needle tweezers, covered in seawater, examined under a binocular microscope and preserved in glutardialdehyde or a mixture of methanol and bengal-rose for subsequent studies.

The SEM photographs were taken with a SEMCO NANOLAB 7 (Institut für Mikrobiologie/ Kiel) and a Cambridge Stereoscan S-10 (Geologisch-Paläontologisches Institut Kiel). The foraminifers were fixed in seawater buffered 2.5% glutardialdehyde and postfixed in 1% osmium tetroxide. They were decalcified with 0.2 M EDTA, dehydrated in graded alcohol series and embedded in ERL. The sections were cut by a diamond knife and stained with 1% uranyl acetate 0.5% lead citrate. TEM photographs were taken by ZEISS 109/80kV

A computer based image analyser (Thomsen 1989) was used for biometrical measurements of the tests, tubes and of the SEM close ups. The specimens conserved in glutardialdehyd were measured intact. Dissection and optimal placement were not carried out in favor of the subsequent studies. In order to reduce measurement errors to a minimum the results given are based on at least 5 to 10 series of measurement made from different angles of view. All statistical data given are computed by the ST-Statistik software package (SciLab Ltd. Hamburg).

Live position and morphology

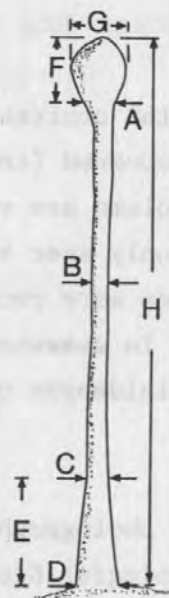
A delicate light brown tube is visible extending upward from the sediment surface and sways slightly with the current. A closer look reveals that the tube has the same consistence and coloring as the sediment and the tip of the tube is expanded, covering the entire test (Pl.1a,b,c). The conical base sits on the sediment; delicate plasma threads are visible under the binocular microscope during removal of the organism from the sediment. A small portion of sediment in the immediate vicinity is removed as well. The foraminifer is always positioned vertically on the uppermost end of the cylindrical tube, the aperture facing upward. The protoplasma forms a plug in front of the aperture but individual pseudopods may extend to the uppermost portion of the agglutinated tube (pl.1c,d,e).

Fig. 1 Schematic live position of *M. subrotunda*

(compare pl.1b). The measured

lengths and diameters are as follows:

- A) tube diameter at test base
- B) average tube diameter as determined by several measurements between A and C
- C) tube diameter at the base of the stem
- D) diameter at the base of the stem
- E) heigth of conical base segment of the stem
- F) test length including aggl. cover
- G) test width including aggl. cover
- H) total lenght of stem from base to top of test



The total length of 12 individuals measured ranges from 1015 to 6389 microns, the diameter of the tubes is 105 to 628 microns (tab.2). Features measured on the species are given in fig.1. The ratio between stem diameter versus foot length and test length remains fairly constant in all species (fig.2, tab.2). The tube diameter is constant from the upper foot stem to the shaft with only slight and random deviations. An ontogenetic correlation between tube thickness and test diameter, the latter increasing markedly with each chamber, does not exist.

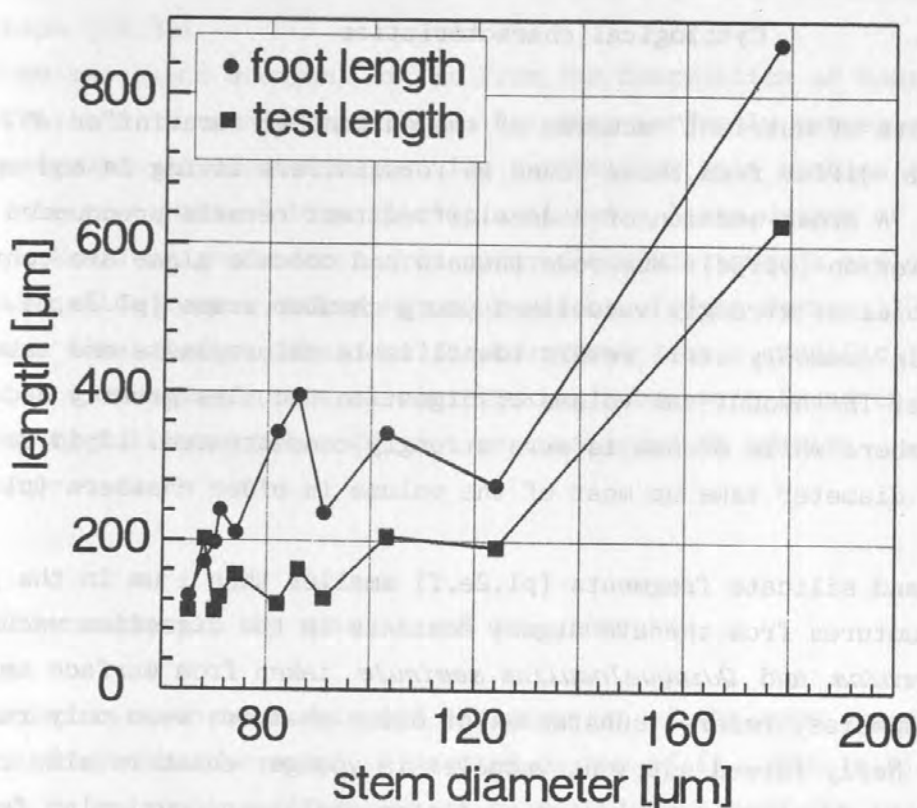


Fig. 2 Allometric correlation between tube diameter (B) and length of conical base segment of the stem (E) resp. height of miliolid test (G). Correlations between morphological structures of the stem and between the stem and the test do not show any significant differences (see also t-test in tab.3).

From the base to the test no changes in size distribution and composition of particles identified on the tube were observed in the SEM photos.

Only in the youngest, uppermost portion coarser particles are not present (pl.1e,f). The matrix is present as well on the inner walls of the tubes. If opposite sides of the wall come into contact during cutting of a fresh specimen, the two walls will remain stuck together, i.e. the inner portions are adhesive perhaps due to mucose secreted by the foraminifers. The mucous may also be responsible for a secondary adhesion of coarser sedimentary particles on the outer surface of the tube. This would explain the finer areas in the youngest, uppermost portion of the tube, to which particles from the current have yet to be glued.

Cytological characteristics

The contents of nutrient vacuoles of the epibenthic foraminifer *Miliolinella subrotunda* differ from those found in foraminifers living in and on sediments. A cross section of a decalcified test reveals pronounced plasma differentiation (pl.3c). Numerous thecate and coccale algae are contained in food vacuoles of strongly vacuolised young chamber areas (pl.2a,b). The algae cells commonly still retain identifiable chloroplasts and reserve substances. The amount and volume of digestion vacuoles greatly decrease in older chambers while plasma is more strongly concentrated. Lipid droplets 1 to 2µm in diameter take up most of the volume in older chambers (pl.3c).

Bacteria and silicate fragments (pl.2e,f) smaller than 1 µm in the plasma (wall structures from thecate algae) dominate in the digestion vacuoles of *Pyrgo murrhina* and *Quinqueloculina seminula* taken from surface sediments. In these species, reserve substances of older chambers were only rarely observed. Newly formed nutrient vacuoles in younger chambers also contain greatly degenerated material such as diatom shells and cuticular fragments from copepods (Heeger 1990). Only after a sedimentation event the plasma of the endobenthic foraminifers contains intact phytoplankton cells with chloroplasts and reserve substances. Individuals taken before a plankton bloom sedimentation show hardly food vacuoles and lipid vesicles.

Experimental feeding of foraminifers with enriched plankton material on board of R.V. Meteor led to a marked reaction in all foraminifers and the reaction can be followed from uptake of the particle to excretion of undigestable remains in the cytoplasm. The epibenthic *M. subrotunda* produces a pronounced aperture plug a few hours after feeding. Copepod muscle tissue and fresh phytoplankton cells can be found after 3 days in the plasma (pl.2d).

Quinqueloculina and *Pyrgo* show a delayed reaction of 2 to 3 days, however the

contents of the nutrient vacuoles are comparable to those of *Miliolinella*. Bacteria are present neither in the plasma nor in digestion vacuoles.

Taxonomy

Miliolinella subrotunda (Montagu 1803)

Description: Test ovate, porcellaneous, periphery rounded. Three to four chambers visible externally. Sutures distinct, sometimes slightly depressed, wall polished. Aperture large, semicircular, with a smaller tooth plate of the same shape (pl.3a).

Remarks: Some specimens somewhat differ from the description of Montagu(1803) in a more distinct or rounded periphery, but they perfectly resemble the chamber arrangement in transverse section typical for this species (pl.3b,c). Obviously, the test form of this species exhibits a large degree of variability. The strange tendency from quinqueloculine towards triloculine and even biloculine shapes during ontogeny was proofed by Haynes (1973), rejecting the view of most autors on *M. subrotunda* as a specific triloculine form. As live specimens of this species lacking tubes were found in the samples, the agglutinated tubes can not be considered as species characteristic.

Discussion of the results and measurements

The correlation between test size and the diameter of the tube suggests that the tubes is formed by the organism perched on top of it. This is also demonstrated by uppermost portions which completely surround the test. As the diameter of the tube remains constant, the production thereof must take place in a relatively short period of time while remaining correlated with the present test diameter of the producer. The diameter of the miliolides would increase greatly with each new chamber and the test would be alternately directed upwards and downwards to explain the upward positioning of the aperture observed in all specimens. It would be necessary for the test to rotate 180° to account for this. As secondary thickening of the tube can be discounted, it seems inescapable that the tube is constructed rapidly and that the correlation of the tube diameter with the test diameter over the entire distance is based there upon.

One possible reason would be to extend into higher current areas in which microspheric swimmers could be released during reproduction. However, none of the specimens studied showed the necessary plasma differentiation and individuals of various size were found but not just large adult forms.

The ability to construct organic capsules surrounding the test was described already by Rhumbler (1936) for *Miliolinella (Miliolina) subrotunda*. Organic, detritic cysts with protruding tubes are commonly produced by epibenthic miliolids of different genera and species according to this author, accompanied by a tendency towards a more rounded test shape and reduced or even missing apertural tooth. Rhumbler pointed to the fact, that these detritic constructions do resemble the branching morphotypes of some monothalamous arenaceous species. In both cases this morphological feature is a shelter for the plasma included, reaching an area in the surrounding of the specimen as broad as possible.

Nevertheless, it is important to note that a complex and especially large construction, relative to test size, is present in *M. subrotunda*, which serves to raise the test far above the sediment surface. The organism is lifted into the area of laminar flow, and larger tubes (up to 6 mm total height) even will reach the turbulent zone above the sediment surface (Altenbach et al. 1988). If the composition of the passing particles were to change drastically this would be expressed in the tube through varying size and composition of the particles included. It is of no consequence if the particles are actively adhered to the tube or simply stuck on by the current. Detailed studies of the plasma and tube walls revealed equal size distribution except in the uppermost portion directly surrounding the test. The composition of identifiable particles remains constant as well.

The fact that species such as *Saccorhiza ramosa* occur together with *M. subrotunda* suggests that the tube serves to rise above the sediment surface, in order to reach zones with greater concentration of nutrient particles. The different observations concerning the contents of nutrient vacuoles in unfed foraminifers show that tube construction by *M. subrotunda* represents an optimization of feeding. The adaption to an epibenthic life style allows *M. subrotunda* to utilize the vertical particle flow but does not explain the completely different nutrient spectrum in the plasma. Selective feeding as suggested for the presence of bacteria in the plasma and the relatively fresh material does not take place. The rapid reaction to feeding (somewhat delayed in endobenthic forms due to delayed availability or recognition of sedimentated food particles) and nondirected ingestion of available nutrient particles supports the assumption that foraminifers utilize all possible

resources (Heeger 1990). Ultrastructural differentiations of nutrient vacuoles and the different physiological levels (reserve substance deposits) of epibenthic and endobenthic species suggest that the lateral particle flow is an important factor in the feeding of *M. subrotunda*. As a way to take advantage of temporary opportunities, such as plankton blooms, it must be assumed that construction and active feeding take place within only a few weeks, as suggested by observed reaction times of other benthic foraminifers (Gooday 1988). In this case a pronounced increase in biomass must take place in a short period of time to compensate the energy invested in the construction of the tube.

Implications for paleontological interpretations

The tubes produced by *M. subrotunda* certainly are not capable of being preserved as a fossil. Nevertheless, it is important when describing the life style of this foraminifer. The attempt to assign specific environments to various forms based on external morphology can only result in a pattern, which would appear to be more complete than our present knowledge of the actual ecology of the different species can allow.

The concentration of various carbon isotopes in the test of benthic foraminifers is an important indicator in paleontological studies seeking to reconstruct global deep water circulation. However, life style and habitat of the various species influence the concentration to a large extent (Altenbach and Sarnthein 1989, Grossman 1984, Corliss 1985, Zahn et al. 1986, Wefer and Berger 1988, Woodruff et al. 1980) depending on the surrounding concentration ratio of dissociated CO_2 . The present example shows that a rapid increase in biomass above the sediment surface, possibly interrupted by residence times and phases of chamber construction on or in the uppermost sediment areas, can express itself in a mixed signal difficult to interpret. This signal may be composed of different values in each chamber influenced by individual ontogeny.

Acknowledgements

We would like to thank the DFG for their support in SFB 313, which contributes much for such interdisciplinary studies. We greatly appreciate the help of Dr. Zheng in identifying the original material and the support of Dr. H. Bender and Dr. C. Samtleben for the SEM work and P. Dingle for improvement of the English manuscript. This is contribution 107 of the SFB 313 at Kiel University.

References

- Altenbach, A. V. Unsöld, G. & Walger, E. (1988): The hydrodynamic environment of *Saccorhiza ramosa* (BRADY). - *Meyniana*, **40**: 119-132.
- Altenbach, A.V. & Sarnthein, M. (1989) Productivity record in benthic Foraminifera. In: Berger, W.H., Smetacek, V. and Wefer, G. (eds.) *Productivity of the Ocean: Present and Past. Dahlem-Konferenzen*, John Wiley & Sons Ltd., Chichester, pp. 255-269.
- Berger, W.H. and Wefer, G. (1988): Benthic deep-sea foraminifera: Possible consequences of infaunal habitat for paleoceanographic interpretation. - *J. For. Res.*, **18**(2): 147-150.
- Corliss, B. (1985): Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. - *Nature* **314**: 435-438.
- Gooday, A.J. (1988): A response by benthic foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea. - *Nature* **332**: 70-73.
- Grossmann, E.L. (1984): Stable isotope fractionation in live benthic foraminifera from the southern California borderland. - *Paleogeog. Pal. Pal.*, **47**: 301-327.
- Heeger, T. (1990): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen. - *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel*, **21**, (in print).
- Lipps, J.H. (1983): Biotic interactions in benthic foraminifera. In: Tevesz, M.J.S. & McCall, D.L. (eds.), *Biotic interactions in recent and fossile benthic communities*, pp. 331-375, London, Plenum Press.
- Lutze, G. F. & Altenbach, A. V. (1988): *Rupertina stabilis* (WALLICH), a highly adapted suspension feeding foraminifer. - *Meyniana*, **40**: 55-69.
- Rhumbler, L. (1936): Foraminiferen der Kieler Bucht II. - *Kieler Meeresforschungen*, **1**: 179-242.
- Thomsen, L. (1989): Bakterien und Meiofauna in Gangsystemen der Makrofauna. - In: Pilnay, C., Thomsen, L. & Altenbach, A.V. (eds.), *Methodische Ansätze zur Biomassebestimmung mittels biochemischer Parameter und der computergestützten Bildanalyse*. - *Ber. Sonderforschungsbereich. Univ. Kiel*, **19**: 1-77.

Woodruff, F., Savin, S.M. & Douglas, R.G. (1980): Biological fractionation of oxygen and carbon isotopes by recent benthic foraminifera. - Mar. Micropal., 5: 3-11.

Zahn, R., Winn, K. & Sarnthein, M. (1986): Benthic foraminiferal ^{13}C and accumulation rates of organic carbon (*Uvigerina peregrina* group and *Cibicidoides wuellerstorfi*). - Paleocean. 1(1): 27-42.

Zheng, S. (1986): The agglutinated and porcellaneous Foraminifera from the East China Sea. 337pp.

tab. 1 Station list

cruise	sample	lat.	long.	wd[m]
METEOR 7	533	67°44'1N	05°55'6E	1243
POSEIDON 141	1112	67°39'1N	05°46'9E	1419
POSEIDON 141	1121	66°56'7N	07°41'9E	994
POLARSTERN	241	60°45,2S	46°49,6W	210

tab. 2 Biometric measurement of 12 specimen of *Miliolinella*

subrotunda (for abbreviations see fig. 1.) Values given in micron.

specimen	A	B	C	D	E	F	G	H
1	243	178	332	525	869	628	507	6398
2	77	68 *	63 *	60	171	202	127	2374
3	128	124 *	131 *	155	276	192 *	266	3987
4	79	71 *	95 *	125	241	124 *	205	3126
5	88	82 *	99	300	346	115 *	206 *	2711
6	77 *	65 *	70 *	77 *	125	106 *	145	1015
7	80	74 *	113	150	211	154	238 *	2590
8	94	86 *	110 *	214	396	162 *	228	3554
9	82	70 *	73	58	197	105	250 *	1950
10	82	63 *	-	-	-	124	170 *	1345
11	123	103 *	180	302	345	206	375 *	3614
12	85	91 *	125	153 *	238	123	171 *	2550

* = standarddeviation of multiple measurements > 10%

tab. 3 t-Test for dependant random samples. Values from 12 specimen listed in table 2.

A= schaft diameter B= stem diameter C= upper foot stem
D= lower foot stem E= Foot length F= test length
G= test diameter H= total length (see fig. 1).
Error probability: \$ = p <=5%>1% * = p <=1%

VAR.	B	C	D	E	F	G	H
A	2.68\$	2.26\$	2.91\$	4.32*	2.92\$	7.17*	7.18*
B		2.50\$	2.97\$	4.19*	2.92\$	6.61*	7.16*
C			2.86\$	4.54*	2.59\$	8.33*	7.46*
D				4.49*	-	2.44\$	7.57*
E					4.39*	1.73	7.67*
F						2.30\$	7.39*
G							7.08*

- a,c) Lateral view of the test partially covered with agglutinated detritic material, bar=500µm.
- b) Individual with complete stem. The collapsed stem is an artifact of the preservation, bar=1mm.
- d,e) Aperture covered with aggregates of undigestable food particles.
- d) Sideview, e) Topview, bar=40µm.
- f) Magnification of e). The aggregates contain coccolithophorids, diatoms and other silicate structures. The tube material is similiar composed, bar=10µm.

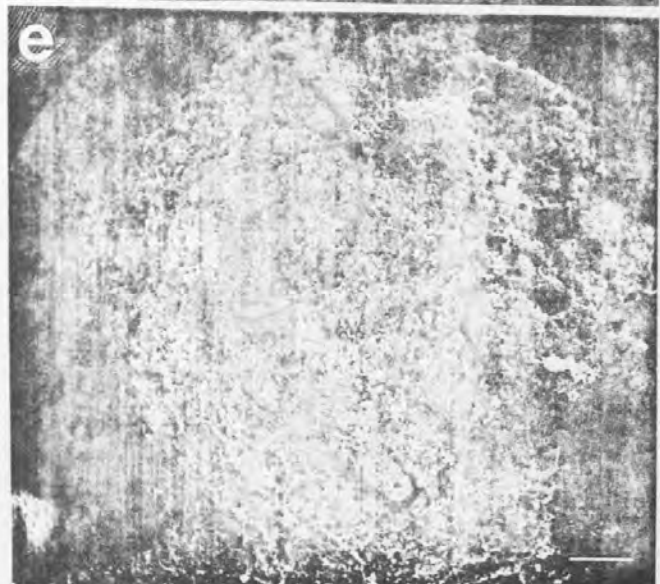
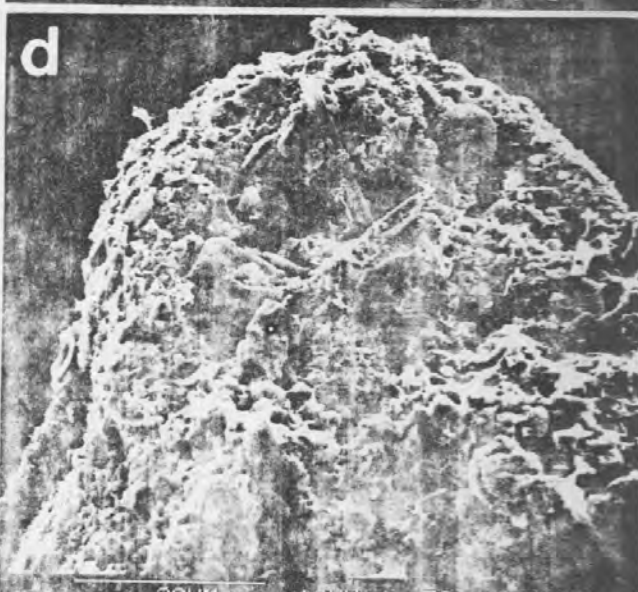
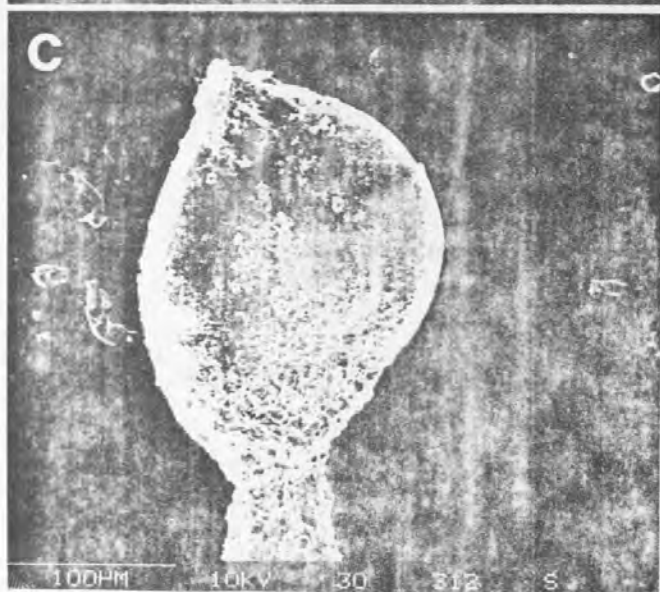
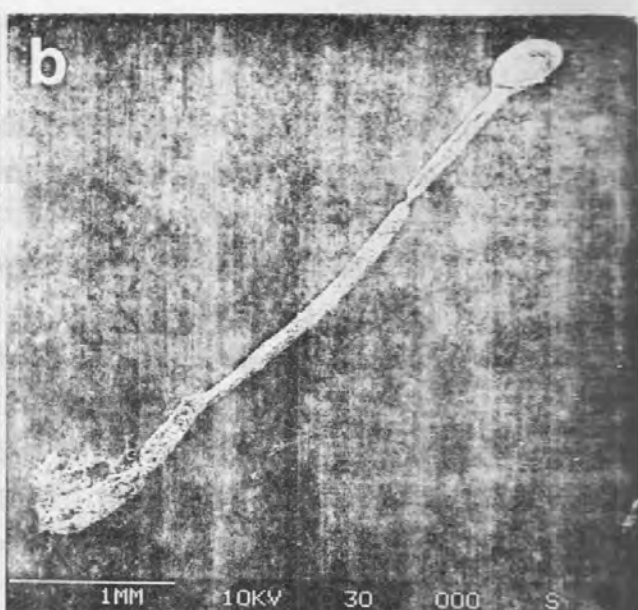
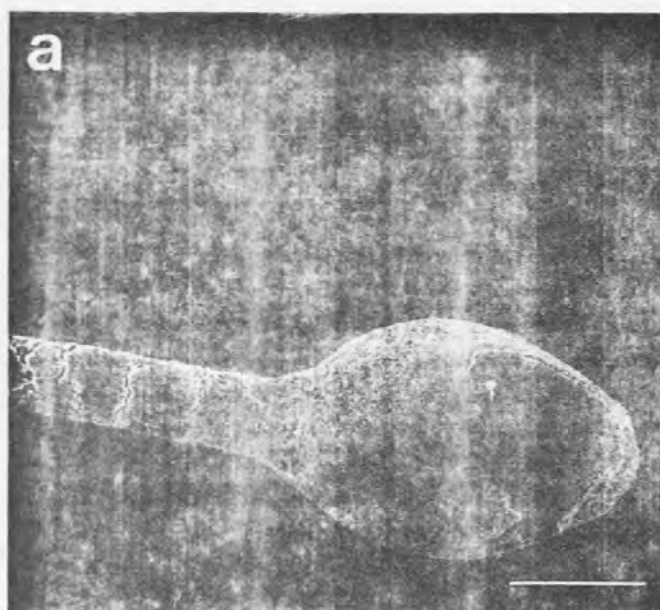
Plate 2: TEM micrographs of different chambers from *Miliolinella subrotunda*.

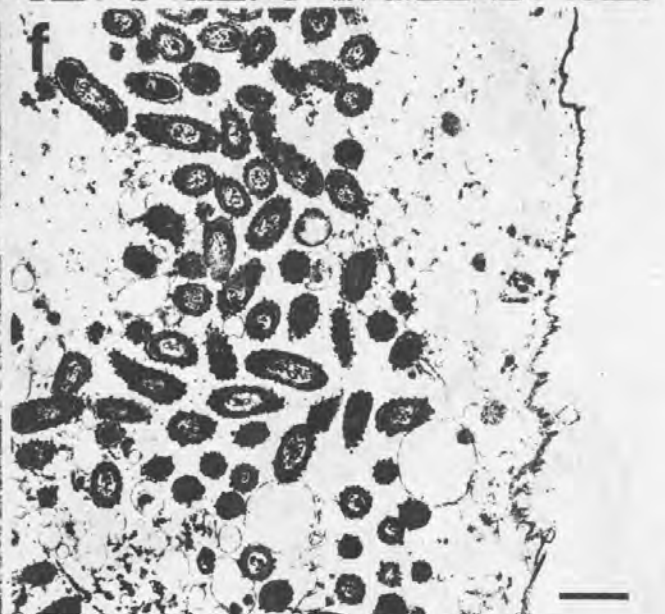
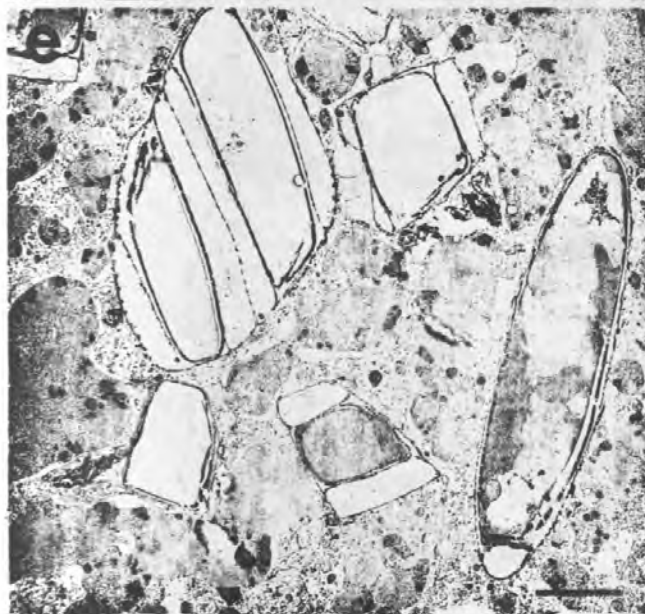
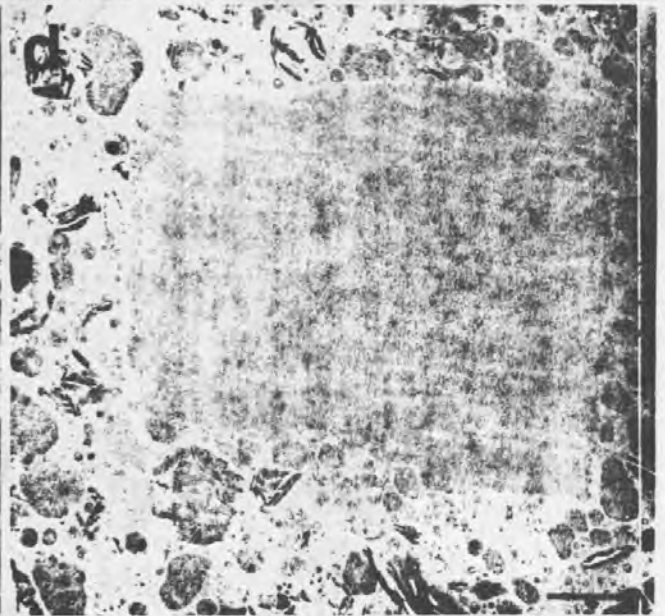
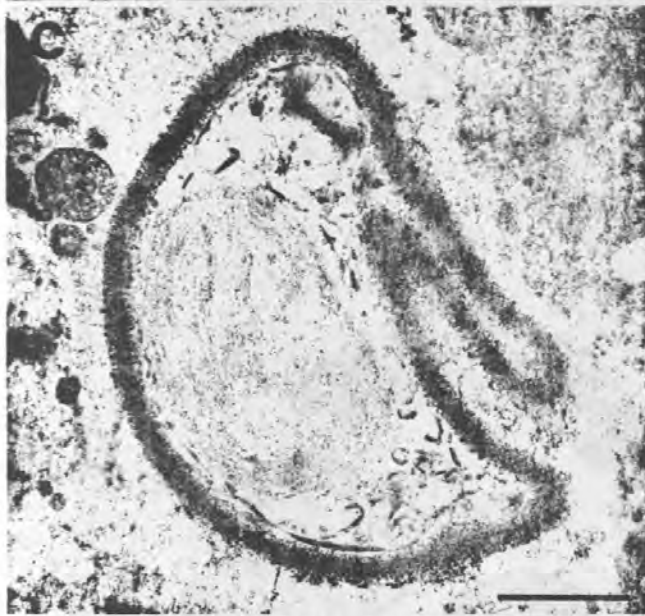
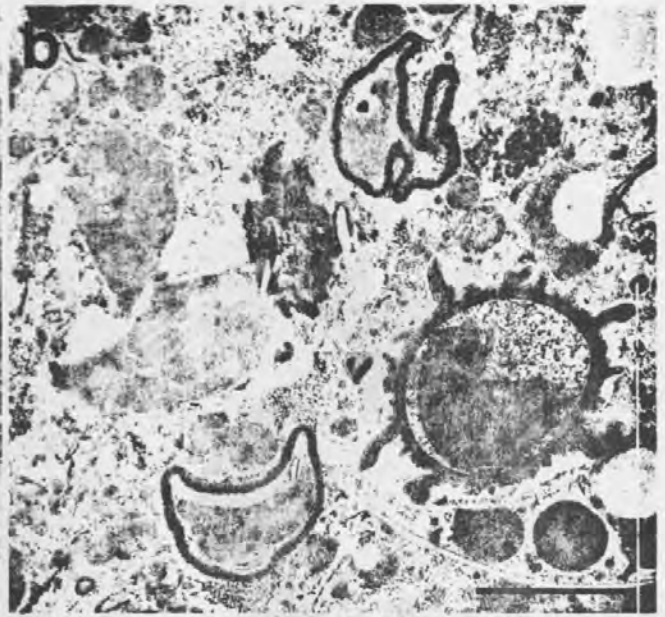
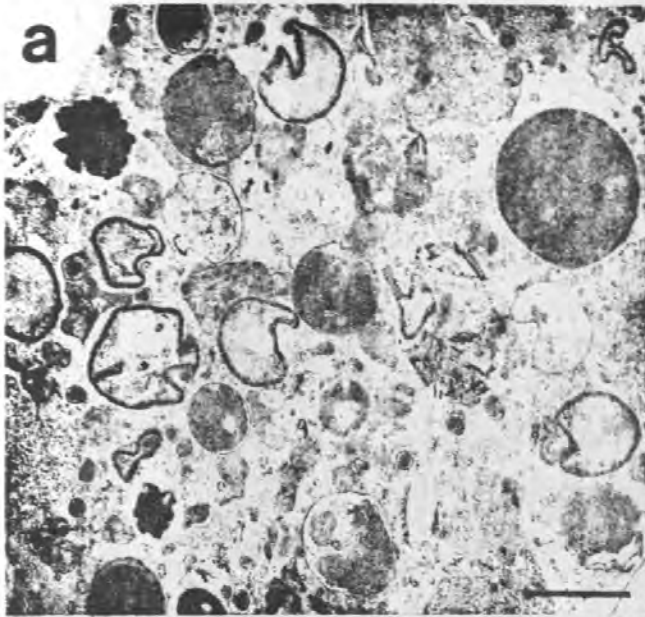
- a) The plasma of a young chamber is filled with food vacuoles containing coccale and thecate algae. The material is freshly incorporated and hardly digested, bar=2 μ m.
- b) The degeneration of chloroplasts shows the beginning of digestion, bar=2 μ m.
- c) Single algae with chloroplasts. Those algae present high quality food in the diet of benthic foraminifera, bar=0.5 μ m.
- d) Muscle tissue of prey organisms (Copepods) in the plasma of individuals fed in an experiment on board; bar=2 μ m.
- e) *Quinqueloculina seminula*. Freshly ingested diatoms after a sedimentation event in the East-Greenland Sea. This cells provide quality food to store reserve products such a lipid vesicle, bar=5 μ m.
- f) *Pyrgo murrhina*. The plasma of endobenthic living foraminifers contains often bacteria (gram positive types with polymere products on the wall surface) and not identified silicate structures with minor food quality, bar=1 μ m.

Plate 3: Drawings and TEM micrographs of *Miliolinella subrotunda*.

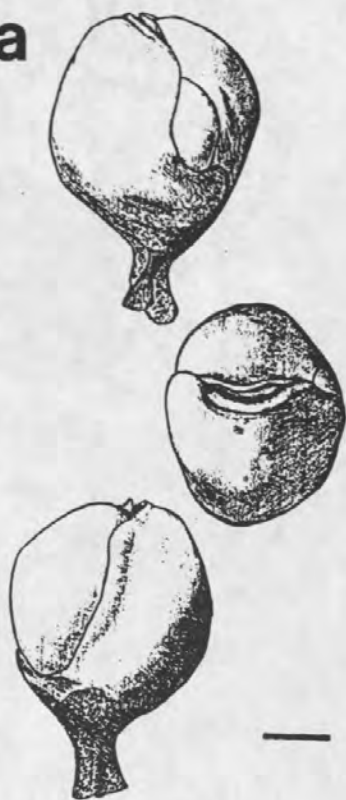
- a) *Miliolinella subrotunda*. Adult individual on a stem with nearly biloculine chamber arrangement, sideview and topview, bar=200 μ m.
- b) Chamber arrangement with typical cryptoquinqueloculine organisation, bar=100 μ m (after ZHENG 1988).
- c) 20 combined micrographs of different chambers show cryptoquinqueloculine organisation on ultrastructure level. Younger chambers contain ingested food particles. In older chambers the number of lipid vesicles increase while the number of food vacuols decreases, bar=10 μ m.



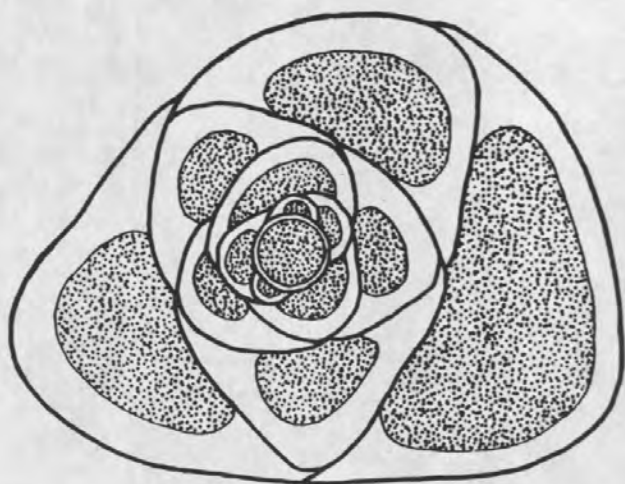




a



b



c

